ZOOLOGIA

STATUS SISTEMATICO DEL GENERO *GEOBATRACHUS* RUTHVEN 1915 (AMPHIBIA: ANURA) [1]

Por

María Cristina Ardila-Robayo [2]

RESUMEN

Se recopilan las diferentes asignaciones en cuanto a familia que han sido formuladas hasta la fecha para el género *Geobatrachus*. Mediante la recolección de una serie de topótipos virtuales de este género monotípico, endémico del sector noroeste del macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta (Departamento del Magdalena, Colombia), se elaboró una descripción detallada y se procedió a un análisis de 67 características morfológicas, a las cuales se adicionó el número cromosómico ($2n = 20$), seleccionadas conforme a las utilizadas por Lynch y Heyer en sus estudios sobre clasificación y filogenia de los Leptodactylidae, las cuales, después de un examen inicial, se consideraron significativas, a fin de precisar las afinidades de este género. Simultáneamente con la recolección del material se adelantaron observaciones ecológicas que permitieron establecer que su distribución se opera en el área de bosques húmedos, frecuentemente nublados entre los 1.750 y 3.000 metros, y que la especie tolera situaciones paraclimácicas (plantaciones artificiales de *Cupressus* sp., *Pinus* sp. y piso cubierto de *Pennisetum clandestinum)* y que sus hábitos son netamente terrestres y semifosoriales.

---

[1] Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, dirigido por el profesor asociado Pedro M. Ruiz-C., Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

[2] Instructor Asistente, Unidad de Herpetología, Sección Zoología, Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

De los caracteres externos cabe destacar una gran variabilidad cromática individual; el integumento desprovisto de adaptaciones xeromorfas y de complejos glandulares especializados, indica una adaptación hacia un habitat higrófilo, añadidos a la extremada reducción del primer dedo pedial. Las características esqueléticas determinadas mediante disección y tinción diferencial, muestran un tipo generalizado sin reducción pronunciada de elementos craneales, con presencia de dientes no pedicelados en la arcada maxilar, sin evidencias de adaptaciones fragmóticas ni fosoriales ni ornamentación epicraneal o exóstosis, aparato hioideo generalizado, 8 vértebras presacras sin fusión ni imbricación y con procesos transversos especializados, sacro con diapófisis no dilatadas, astrágalo y calcáneo fusionados, tarsales reducidos a dos. Es llamativa la presencia de falanges terminales en forma de T, lo cual podría sugerir una preadaptación hacia un régimen arborícola (o bien la derivación a partir de un antecesor arborícola). Una condición firmisternal plena de la cintura escapular y la notable reducción de la clavícula insinuarían una aparente relación con los Microhylidae.

La musculatura muestra un *M. intermandibularis* con rafé medial, la inserción del *M. adductor mandibularis subexternus* de tipo "S", el tendón distal del *M. semitendinosus* con recorrido ventral a los *Mm. graciles;* el *M. adductor longus* con inserción en la rodilla, y la ausencia de una cabeza accesoria o tendón del *M. glutaeus magnus* (carácter único dentro de los Neobatrachia, pero verosímilmente debido a pérdida secundaria). Una de las características más llamativas (en contra de registros previos de renacuajos atribuidos tentativamente a esta especie) es la confirmación de un desarrollo directo que *a priori* podría suponerse dada la reducida postura de huevos megalecitales en lugares protegidos y que corresponde a una adaptación hacia ambientes de montaña con escasa oportunidad para un desarrollo larvario acuático.

Los 68 caracteres utilizados fueron codificados numéricamente según sus condiciones primitivas o derivadas, según criterios aceptados en la literatura reciente, tanto para facilitar las comparaciones como para intentar reconstruir la filogenia según principios de taxonomía numérica. Fácilmente por exclusión se descartó la posibilidad de que *Geobatrachus* representase conforme a la firmisternia un elemento de los Microhyloidea, y la ausencia de elementos esqueléticos interfalangeales, excluyen cualquier posible afinidad con los Centrolenidae, Hylidae y Pseudidae, aun cuando ninguna característica, salvo la ausencia del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus* (interpretada como pérdida secundaria) excluye la asignación de *Geobatrachus* a los Bufonoidea. Ninguna característica en particular permite referir el género a los Myobatrachidae ni a los Heleophrynidae, la ausencia de órgano de Bidder (única característica diagnóstica entre Leptodactylidae y Bufonidae) elimina,

aparte de la afinidad mostrada por cladogramas experimentales, la familia Bufonidae de toda su consideración adicional. En cuanto a los Brachycephalidae *(sensu* McDiarmid 1969), si bien aparentemente derivados de los Leptodactylidae, diferencias tales como la estructura de la cintura escapular y el desarrollo de osteodermos dorsales los excluyen de consideración.

El análisis combinatorial realizado mediante cladogramas confirma que los Phyllobatinae (= Dendrobatidae) son derivados de los Elosiini, y que los acreditan mejor en el rango de subfamilia dentro de los Leptodactylidae que como familia separada. Aun cuando la firmisternia en particular puede sugerir afinidades con *Geobatrachus,* ciertamente este género al igual que *Rhinoderma* no pueden ser asignados a los Phyllobatinae. El análisis de los caracteres de *Rhinoderma* indica que este género se derivó del antecesor inmediato de los Leptodactylinae o de elementos antiguos de este grupo y que, al igual que en el caso de los Phyllobatinae, bien pueden involucrarse dentro de los Leptodactylidae como una subfamilia, a menos que se recurra a dividir dicha familia en varios grupos de jerarquía familiar. No obstante *Geobatrachus* difiere ampliamente de los Rhinodermatinae y, como lo indican los cladogramas elaborados, muestra su máxima afinidad con los Eleutherodactylini, si bien representa un género bien diferenciado dentro de la tribu quizás como resultado de la evolución *in situ* de un "stock" antiguo de aislamiento desde el Terciario, que ha sobrevivido en condiciones favorecidas por la ecuabilidad climática. Hipótesis basadas en las evidencias paleogeográficas y paleoclimáticas disponibles, así como conforme a la posible dicotomía fundamental de los llamados grupos "*Alpha*" y "*Beta*" de los *Eleutherodactylus* son discutidas. Con exclusión de *Euparkerella* y *Holoaden* los Eleutherodactylini (cuya diferenciación inicial quizás tuvo lugar en el S. E. de Brasil), los restantes géneros del grupo se hallan estrechamente relacionados entre sí, aun cuando una revisión exhaustiva de *Eleutherodactylus* que eventualmente puede llegar a subdividir este género, puede llevar a conclusiones que si bien no se aparten substancialmente de las interpretaciones aquí ofrecidas, sí conduzcan a una interpretación mejor fundada de la que las hipótesis planteadas o incluso a una reducción del número de géneros actualmente reconocidos.

Tanto la firmisternia como la pérdida del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus* y el número comparativamente reducido de cromosomas con ausencia de acrocéntricos, sugieren que *Geobatrachus* represente una línea extrema de especialización dentro de los Eleutherodactylini. La evidencia aportada por el análisis cladístico no favorece considerar a los Eleutherodactylinae como derivados de *Adenomera* o de un antecesor inmediato común con este género y, por tanto, la adquisición del desarrollo directo dentro de los Leptodactylidae parece haber ocurrido independientemente al menos en dos líneas filéticas.

SUMMARY

The different familial assignations proposed until now for *Geobatrachus* are compiled. Through the collection of a virtual topotypical series of this monotypic genus, which is endemic of the NW section of the Sierra Nevada de Santa Marta Massif (Departamento del Magdalena, Colombia), a detailed description was made. 67 morphological characters were selected according to the criteria used by Lynch and Heyer in their studies on the philogeny and classification of the leptodactylid frogs, and such characters, compled with the chromosome number ($2n = 20$) were analysed, after initial examination of their meaning in order to ascertain the affinities of the genus. Field work carried on in the region showed that its distribution cover the area of humid forest, with frequent mists, at. 1.750-3.000 m., and pointed also that the species tolerates paraclimacic situations (in plantations of *Cupressus* sp., and *Pinus* sp.), and their habits are exclusively terrestrial and semifossorial.

Among the external characters it can be emphasized the high degree of chromatic individual variation, the absence of xeromorphic adaptations and specialized glandular complexes in the skin, which point towards an adaptation towards a hygrophilic habitat, added to the extreme reduction of the first pedial digit. The skeleton characters, studied through dissection and differential staining, show a generalized type without pronounced reduction in the cranial elements, the occurrence of non-pedicellated teeth in the maxillary arch, the absence of either phragmotic or fossorial adaptations, or epicraneal ornamentation exostosis; a generalized hyoid apparatus; 8 presacral vertebrae without fusion or imbrication, and with specialized transverse processes; no expanded sacral diapophyses, fused *talus* and *calcaneus* and only two *tarsalia*. The T-shaped terminal phalanges might suggest a preadaptation towards an arboreal way of life (or, conversely, an arboreal ancestor); also the full firmisternal condition of the pectoral girdle and the striking clavicular reduction which would show an apparent relationship with the Microhylids.

The following muscular characters are noteworthy: *M. intermandibularis* with medial raphe, the type "*s*" insertion of the *M. adductor mandibularis subexternus,* the distal tendon of *M. semitendinosus* passing ventral to the *Mm. graciles,* the insertion over the knee of the *M. adductor longus,* and the absence of an accessory head (or tendon) in the *M. glutaeus magnus* (an unique condition among the Neobatrachia, presumably due to secondary loss). In contrast with previous wrong assertions, a direct development (without free larval stages) was confirmed, a condition expected *a priori* since the eggs are megalecythal and laid in reduced numbers in protected places, in accordance with the scare opportunities for aquatic larval development in mountain environments.

Each of the 68 used characters were codified according to their primitive or derived represented stages, following criteria adopted in the recent literature, with the aim of using principles of numeric taxonomy to attemp the reconstruction of the phylogeny. The possibility that *Geobatrachus* could belong to the Microhyloidea due to its firmisternal condition, was easily discarded, and the absence of intercalary skeletal pieces in the digits, prevent also any possible close relationship with the Centrolenidae, Hylidae and Pseudidae, although there are no characters (except for the absence of an accessory tendon in the *M. glutaeus magnus,* regarded as a secondary loss) that might exclude the inclusion of *Geobatrachus* in the Bufonoidea. No particular characters allow the inclusion of the genus either in the Myobatrachidae or the Heleophrynidae. The absence of Bidder's organ (which is the only diagnostic difference between the Leptodactylidae and the Bufonidae) eliminate the family Bufonidae from any further consideration, a conclusion that is supported also by experimental cladograms. Distinctive features such as the morphology of the pectoral girdle and the presence of dorsal osteoderms, characteristic of the Brachycephalidae *(sensu* McDIARMID, 1969) also exclude this family from consideration.

The combinational analysis made through cladograms confirms the presumptive derivation of the Phyllobatinae (= Dendrobatidae) from the Elosiini, and leads to the conclusion that this group might be better regarded as a subfamily of the Leptodactylidae than as a family of their own. Although, in particular the firmisternal condition might suggest affinities of *Geobatrachus* with the Phyllobatinae, neither this genus or *Rhinoderma* can be referred to this subfamily. The analysis of the characters of *Rhinoderma* shows rather conclusively that this genus was derived from the immediate ancestor of the Leptodactylinae or from early members of this group, and under such circumstances *Rhinoderma* can equally be included in the Leptodactylidae as a representative of a monotypic subfamily. Otherwise, the Leptodactylidae should be divided in several groups of familial hierarchy. However, *Geobatrachus* widely differs from the Rhinodermatinae, and, as its clearly shown by the cladograms, shows its greater affinity with the Eleutherodactylini, although *Geobatrachus* is rather outstandingly different from the other genera of this tribe. This condition might be due to the *in situ* evolution of an early stock, isolated since the Tertiary, that has survived in favored conditions due to climatic equability. Several hypothesis based on the available paleogeographic and paleoclimatic evidence are discussed, in conjunction with the possible fundamental dichotomy of the "*Alpha*" and "*Beta*" groups of the genus *Eleutherodactylus.* With the noticeable exceptions of the genera *Euparkerella* and *Holoaden,* the Eleutherodactylini (perhaps originally issued in S. E. Brazil) represent a group of closely related genera, although an exhaustive review of *Eleutherodactylus* might eventually lead to the splitting of this

genus, and to conclusions that agreeing essentially with the conclusions here offered, could otherwise provide basis for a better interpretation of the facts here presented, or even to a reduction of the currently recognized genera for this tribe. Both, the firmisterny, the loss of the accessory tendon of the *M. glutaeus magnus*, and the caryotipe (with comparatively reduced number of chromosomes and the lack of acrocentrics), suggest that *Geobatrachus* represents an extreme line of specialization among the Eleutherodactylini. The evidence afforded by the cladistic analysis gives no support to regard the Eleutherodactylini are derived from *Adenomera* or an immediate common ancestor with this genus, and so the acquisition of the direct development among the Leptodactylidae seens to have occurred independently at least in two phyletic lines.

AGRADECIMIENTOS

Consigno mis agradecimientos a aquellas personas y entidades que de una u otra forma proporcionaron los medios para la ejecución del presente trabajo.

De manera muy especial al profesor Pedro M. Ruiz C., por la dirección científica de este estudio.

La colaboración prestada por los funcionarios del Instituto de Recursos Naturales y del Medio Ambiente, Inderena, Central Bogotá, Ingeniero Forestal Pedro Rodríguez, Seccional Santa Marta, Agrólogo Gustavo Maldonado y Agrónomo Ariel Martínez, y en particular la hospitalidad brindada por el señor Eduardo Cardona, Administrador de la Estación Forestal de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta, y su señora Sofía, hicieron posible las visitas y permanencia en el área de estudio.

El envío oportuno de parte del material bibliográfico se debe a la cortesía del doctor John D. Lynch, de la Universidad de Nebraska, y a la Bióloga Cristina G. Kirkbride.

Siempre recibí estímulos y colaboración de profesores del Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Fac. de Ciencias, U. Nal. Quiero destacar, en particular, la información botánica y ecológica suministrada por el Botánico Gustavo Lozano, la identificación del material entomológico hecha por el Zoólogo Rubén Restrepo, y la valiosa asesoría en la elaboración de las ilustraciones debida a la paciencia de la Experta Eugenia de Brieva. Los doctores Polidoro Pinto, Director del I.C.N. - M.H.N., y Fabio Flórez, Director del Dpto. de Biología, facilitaron el uso de equipos y materiales.

La Bióloga Olga Ma. de Caballero, Sec. Genética, Fac. de Medicina, U. Nal., colaboró en la toma de microfotografías. El señor Francisco Pulido, Instituto Nal. de Salud, INAS, contribuyó en la técnica fotográfica de las ilustraciones.

Finalmente, agradezco a los profesores Federico Medem, Alberto Cadena, Jorge Hernández, las observaciones y críticas al manuscrito original.

1 — INTRODUCCION

1.1. Generalidades.

La biota de las montañas intertropicales ofrece abundantes ejemplos de diversificación a nivel genérico, específico y subespecífico, así como también copiosos ejemplos de endemismo (comparables en términos generales tan sólo con el que ocurre en biotas insulares aisladas por prolongados períodos de evolución geográfica) que además proporcionan evidencias valiosas susceptibles de ser utilizadas para reconstruir e interpretar tendencias evolutivas que estos grupos hayan experimentado, así como para incorporar estos datos y contribuir a esclarecer o rectificar esquemas taxonómicos básicos que fueran formulados como una indispensable aproximación inicial al problema de lograr una verdadera clasificación natural de cada grupo en particular. Los Anfibios Anuros no constituyen una excepción a la generalización citada y muestran una acusada diferenciación en las montañas de la América tropical.

Conforme al concepto previo, resulta de particular interés el caso del Macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta, fisiográficamente aislado en la actualidad del Sistema Andino, macizo del cual tan sólo se conoce un género endémico de vertebrados: *Geobatrachus*. En efecto, *Geobatrachus* parece ser un género monotípico confinado al piso térmico templado y la porción inferior del piso frío o temperado de la Sierra Nevada de Santa Marta. Sus características conocidas de manera incompleta a través de la descripción original (Ruthven 1915), la redescripción de Cochran & Goin (1970: 494), la discusión aportada por Charles F. Walker *(in* Lynch 1971: 69) y lo consignado por Griffiths (1959: 481) y Duellman (1975: 10), no han sido suficientes para poder ubicarlo taxonómicamente de manera convincente, y así su posición aún es debatible, si bien ha sido adscrito no sin reservas a una u otra de las siguientes familias: Brachycephalidae *(sensu lato)*, Dendrobatidae, Leptodactylidae, Microhylidae, o Rhinodermatidae; además, a juzgar por los datos publicados eventualmente, podría ser referible a los

Bufonidae. Ante la información hasta ahora disponible resulta prematuro aceptar cualquiera de estos criterios o alternativas, sin embargo, es digno de mención el hecho de que en caso de corresponder a cualquiera de estas familias constituiría, *a priori,* un elemento tan divergente como para demandar estudios confirmatorios del caso.

Redefinir las características del género *Geobatrachus* mediante un conjunto mayor de atributos de valor taxonómico, muchos de los cuales sólo en años recientes han venido a ser utilizados en la sistemática de los Anura, precisar sus afinidades sistemáticas, ubicando su posición a nivel de familia y proporcionar información que permita postular algunas ideas acerca de su origen, son los objetivos principales en este trabajo, añadiendo, desde luego, información pertinente en cuanto a su biología y ecología. Especial atención se ha prestado dentro del presente trabajo al género *Rhinoderma* DUMÉRIL & BIBRON 1841, endémico de los bosques subantárticos de Chile, que quizás represente el sobreviviente relictual de una antigua fílada de los Bufonoidea y cuya posición sistemática ha sido bastante debatida, género con el cual se ha buscado relacionar a *Geobatrachus.* Al respecto vale notar que algunas de las características de *Rhinoderma,* a las cuales cabe atribuir mayor significación sistemática, con anterioridad no habían sido precisadas, lo cual motivó obtenerlas e interpretarlas en el presente trabajo.

1.2. RESEÑA HISTÓRICA.

Con el propósito de tener una visión clara del problema, se hace necesario elaborar una revisión histórica, resumida, del tratamiento dado por los diversos autores a los diferentes caracteres a nivel de categoría familiar en donde se hallen incluidos los géneros *Geobatrachus* y *Rhinoderma,* por haber estado, como se indica más adelante, hasta hace algún tiempo asociados taxonómicamente dentro de la misma familia o subfamilia.

GÜNTHER en 1858 estableció la familia Brachycephalidae para las ranas que presentasen dedos libres, diapófisis sacras dilatadas, y ausencia de complejos glandulares parotoideos.

COPE en 1865 y 1867, así como BOULENGER en 1882, consideraron que la morfología de la cintura pectoral proporcionaba una mayor información para la clasificación e interpretación de las relaciones de los Anuros, y, en consecuencia, propusieron una distribución taxonómica en tres infraórdenes: Bufoniformia, Arcifera y Raniformia. Dentro de los Bufoniformia fueron incluidas las familias Rhinophrynidae, Engystomidae *sensu* BOULENGER y COPE, cuyo concepto corresponde (a gran parte de los Microhylidae, parte de los Bufonidae y a los Rhinodermatidae), Brachymeridae (equivalente en

parte a los Microhylidae y Myobatrachinae actuales), Bufonidae y Dendrobatidae (= Phyllomatidae en parte), caracterizadas por la falta de dientes en el arco maxilar, la ausencia de manubrio esternal, la presencia de diapófisis sacras dilatadas y la presencia o ausencia de arcos cartilaginosos en el esternón. Los Arcifera, entre los cuales incluyeron las familias Discoglossidae (= Asterophrynae), Scaphiopodidae (que hoy corresponde a los Pelodytidae, Pelobatinae, y parte de los Myobatrachidae y parte de los Leptodactylidae), Hylidae y Cystignathidae (= Leptodactylidae *pro parte maxima* y Myobatrachidae, *pro parte minore* los Pseudidae y parte de los Phyllobatidae), fueron caracterizadas colectivamente por la presencia de dientes, la ausencia o presencia de manubrio esternal, las diapófisis sacras redondeadas o dilatadas y los huesos coracoideos y epicoracoideos divergentes y conectados por un cartílago epicoracoidal superpuesto a través de toda la cintura escapular. Para el infraorden Raniformia propusieron adscribir solamente la familia Ranidae, cuyas especies presentan dientes, diapófisis sacras cilíndricas, coracoides y epicoracoides paralelos entre sí y unidos medialmente, y el manubrio esternal usualmente con un estilete óseo. Los mencionados autores consideraron la carencia de lengua, un carácter lo suficientemente importante como para incluir los Pipidae dentro del suborden Aglossa, segregado de los anteriores.

COPE en 1865 no aceptó la familia Brachycephalidae propuesta por GÜNTHER y decidió agrupar en la familia Engystomidae, que estableció los géneros *Atelopus, Brachycephalus, Rhinoderma* y varios otros Microhylidae. Posteriormente en 1867, modificó su clasificación anterior y propuso la familia Phryniscidae constituida por *Atelopus, Brachycephalus, Copea* (= *Microhyla), Kalophrynus, Phryniscus* (= *Atelopus)* y *Rhinoderma.*

A su turno, en 1882, BOULENGER alteró la clasificación de COPE trasladando los géneros *Brachycephalus, Phryniscus, Rhinoderma,* y la mayor parte de los géneros de microhílidos, a la familia Engystomidae.

RUTHVEN (1915: 1, 2), con base en 8 ejemplares coleccionados en las montañas de Santa Marta, Colombia, en julio de 1913, describió *Geobatrachus* como género nuevo de la familia Dendrobatidae (= Phyllobatidae) en los siguientes términos:

"*Geobatrachus,* new genus. Pectoral girdle firmisternal; precoracoids present, very slender; omosternum and sternum cartilaginous. Maxilary teeth none. Diapophyses of sacral vertebra not dilated. Tympanum concealed. Pupil horizontal. Tongue elongate, entire and free behind. Fingers and toes entirely free; terminal phalanges simple; toes four, occasionally a projecting rudiment of a hallux, the tips not or but little dilated, flattened into pointed disc-like structures".

NICHOLLS en 1916 introdujo como criterio para la clasificación de los Anura la estructura de la columna vertebral, y distribuyó los diferentes grupos con base en la forma de las facetas articulares de los centros vertebrales, a la articulación sacro-coxígea, y a la presencia de costillas libres, dándoles categoría subordinal bajo las siguientes denominaciones: Opisthocoela, Anomocoela, Procoela y Diplasiocoela.

NOBLE, uno de los mayores investigadores en la biología de los Anura, en 1922 incluyó dentro de la familia Brachycephalidae los géneros *Atelopus, Brachycephalus, Dendrobates, Geobatrachus, Hyloxalus* (= *Colostethus*), *Phyllobates* y *Rhinoderma,* caracterizándolos por el tipo bufonoide de la musculatura del muslo, centros vertebrales procelos, cintura pectoral firmisternal, diapófisis sacras dilatadas o redondeadas, cinco a ocho vértebras presacras, y falanges terminales no en forma de garra; posteriormente en 1926, a los géneros componentes de la familia anteriormente mencionada los redistribuyó entre subfamilias, así: Brachycephalinae con *Atelopus, Brachycephalus, Dendrophryniscus* y *Oreophrynella;* Dendrobatinae con *Dendrobates, Hyloxalus* (= *Colostethus*) y *Phyllobates;* Rhinodermatinae con *Geobatrachus, Rhinoderma* y *Sminthillus;* además las consideró como un grupo natural, cuyos géneros se derivaron independientemente de bufónidos ancestrales, pero que se originaron en una misma región general y de una misma familia.

Luego NOBLE, en 1931, modificó las diagnosis presentadas por NICHOLLS adicionando caracteres miológicos a cada uno de los grupos, así: en el suborden Amphicoela considera las ranas que retienen los músculos contráctiles de la cola; los subórdenes Opisthocoela y Anomocoela los caracteriza por la ausencia de un músculo sartorio individualizado. Como resultado, los grupos fundamentales de Anuros fueron separados, y así se distinguen los Procoela de los Diplasiocoela porque presentan el tendón del músculo semitendinoso insertándose ventralmente a los *Mm. graciles* en lugar de hacerlo dorsalmente a ellos.

DAVIS en 1935 no aceptó las consideraciones de NOBLE en cuanto a que la familia Brachycephalidae fuese un grupo natural y decidió elevar a nivel de familia las subfamilias reconocidas por NOBLE, reorganizándolas en Atelopodidae (= Bufonidae, pte. + Brachycephalidae), Dendrobatidae (= Phyllobatidae) y Rhinodermatidae.

LAURENT (1942, citado por CEI 1962: 110) reconoció las familias Atelopodidae y Dendrobatidae (= Phyllobatidae), dividiendo esta última en dos subfamilias: Dendrobatinae (= Phyllobatinae) y Rhinodermatinae, opinión esta seguida por CEI *(loc. supra cit.),* quien además indicó que Rhinoderma "en el pasado fue integrado al grupo de los braquicefálidos cercanos a *Syrrhophus* o a *Eleutherodactylus (Geobatrachus, Sminthillus)* y caracterizados por sus posturas de muy pocos huevos depositados en el suelo húmedo".

DUNN en 1944, dentro del suborden Procoela, reconoció como familias a los Atelopodidae (= Bufonidae pte.), Bufonidae, Dendrobatidae (= Phyllobatidae), Hylidae (= Centrolenidae + Hylidae + Pseudidae) y Rhinodermatidae. Los Rhinodermatidae fueron considerados como un grupo derivado de los Leptodactylidae, dentro del cual admite tres géneros: *Geobatrachus*, y por inferencia, *Rhinoderma* y *Sminthillus*.

GRIFFITHS (1954; 1959; 1963) analizó y reinterpretó algunos caracteres y adoptó como fundamento de clasificación de los Anura la morfología general de la cintura pectoral, redefinió las condiciones arciferal y firmisternal teniendo en cuenta el desarrollo de los cuernos epicoracoideos libres. Como resultado redefinió la familia Brachycephalidae (incluyendo los géneros *Atelopus* [= Bufonidae] y *Brachycephalus)* dentro de los Leptodactylidae, reconoció la subfamilia Rhinodermatinae, en donde incluyó a los géneros *Geobatrachus, Rhinoderma* y *Sminthillus*, y la familia Dendrobatidae (= Phyllobatidae), la aceptó como una subfamilia de Ranidae (Diplasiocoela).

GOIN & GOIN en 1962, y COCHRAN & GOIN en 1970, adoptaron sin modificación la clasificación propuesta por GRIFFITHS.

LYNCH en 1971 revisa a nivel de géneros la familia Leptodactylidae y halla conveniente la exclusión de los géneros *Geobatrachus* y *Rhinoderma*. Al género *Rhinoderma* lo considera como único entre los Anfibios por presentar características tan exclusivas que no se relaciona con ningún integrante de los Leptodactylidae o de los Dendrobatidae (= Phyllobatidae), ni con las restantes familias de Anuros, lo cual le dio base para llamarlo "rana enigmática chilena" y reconocer los Rhinodermatidae como familia monotípica. Dado que varios caracteres significativos de *Geobatrachus* se desconocían, ateniéndose solamente a datos fragmentarios suministrados por CHARLES F. WALKER, LYNCH (1971; 1973) consideró que podría tratarse de un Microhylidae procelo.

DUELLMAN (1975: 10), mediante datos adicionales aportados por WALKER, discutió brevemente las afinidades del género destacando la singularidad del conjunto de sus caracteres y se abstuvo así de un pronunciamiento decisivo en lo tocante a la ubicación sistemática del género *Geobatrachus*. Por otra parte, el citado autor reconoció la familia Rhinodermatidae asignándola a la superfamilia Bufonoidea, junto con las familias Bufonidae, Centrolenidae, Hylidae, Leptodactylidae (incluyendo Ceratophrydae), Pseudidae.

Finalmente, interesa reparar en que COCHRAN & GOIN (1970: 495, 496, figs. 47-48) describieron una serie de renacuajos procedentes de la localidad típica de *Geobatrachus* en el camino a San Lorenzo (Departamento del Magdalena, Colombia), a una altitud de 1.500 a 1.700 m., coleccionados por el doctor Federico Medem, los cuales fueron referidos de manera tentativa al

género *Geobatrachus*. DUELLMAN (1975: 10) anota que tales renacuajos, casi con toda certeza, corresponden a los de una especie del género *Centrolenella* (familia Centrolenidae), y los resultados obtenidos en el presente trabajo permiten concluir que tales larvas de ninguna manera representan a *Geobatrachus walkeri*.

2 — MATERIALES Y METODOS

2.1. De campo y laboratorio.

Con el objeto de fundamentar el presente estudio en material auténtico de la población que sirvió de base para la descripción original de *Geobatrachus walkeri*, la autora visitó en diciembre/75; abril, mayo, junio/76; abril/77, la localidad típica ("montañas de San Lorenzo", RUTHVEN 1915: 2), Municipio da Santa Marta, Departamento del Magdalena, Colombia, y sus inmediaciones entre los 1.800 y los 2.750 m.s.n.m. Se examinan además material procedente de la parte alta de San Pedro de la Sierra, Magdalena, 3.000 m.s.n.m., capturados por Pedro M. Ruiz (mayo/76). Se anotaron oportunamente en el campo las observaciones de colorido *in vivo* y etoecológicas que se estimaron pertinentes.

Parte del material transportado al Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural, Bogotá, se mantuvo vivo para proceder a la inducción de posturas por inoculación de hipófisis de *Bufo marinus*, según el método expuesto por RUGH (1962); y al estudio cariológico de acuerdo con la técnica propuesta por MORESCALCHI (1967). En la caracterización del cariótipo se sigue la nomenclatura utilizada por LEVAN *et al.* (1964).

El material se preservó por fijación en formol al 6%. Las dimensiones se tomaron en milímetros, con el objeto de analizar la variabilidad individual, sexual e intrapopulacional, cuyos resultados aparecen consignados bajo las siguientes siglas:

LRC = longitud rostro-cloacal, tomada desde el extremo del rostro hasta el margen anterior de la cloaca.

AC = anchura máxima cefálica, a nivel de la articulación de la mandíbula.

LC = longitud cefálica, desde el extremo anterior del rostro hasta el borde posterior de la articulación mandibular.

LF = longitud femoral, colocando los muslos en posición perpendicular al eje medial del cuerpo y dividiendo el resultado por 2.

LT = longitud tibial, desde la articulación tibio-femoral hasta el talón.

LTP = longitud pedial, desde la articulación tibio-tarsal hasta el extremo del dedo más largo.

Para los parámetros estadísticos se utilizan:

N = número de ejemplares.

S = desviación "standard" de la serie.

M ± Sm = media aritmética, seguida del signo ± y el correspondiente error "standard".

V = límites de variabilidad observada.

CV = coeficiente de variación de Pearson.

Se calcularon las relaciones porcentuales de las diferentes dimensiones para determinar posibles diferencias debidas a dimorfismo sexual secundario, así como para evaluar la amplitud de la variabilidad individual.

Para el análisis de la variabilidad cromática del integumento, aparte de las observaciones consignadas sobre el material *in vivo,* en cuanto al colorido prevalente o de fondo de las partes superiores, se procedió a tipificar las tonalidades en material preservado seleccionando ejemplares representativos cuyas tonalidades fueron cotejadas con las tablas de MUNSELL (1965).

Las estructuras de la piel se caracterizaron conforme a ELIAS & SHAPIRO (1957). La terminología para tipificar la forma del rostro, canto rostral, la lengua, y la región loreal, se ciñe a la propuesta por RIVERO (1961).

Para el estudio de los caracteres internos se practicaron disecciones parciales o totales de aproximadamente 50 ejemplares, bajo aumento al estereoscopio. Para la ejecución de las ilustraciones se utilizó cuadrícula calibrada inserta al ocular del estereoscopio.

Los caracteres osteológicos se determinaron previa disección y corrosión en solución de KOH al 2%, seguida de coloración diferencial con rojo de alizarina tras lo cual el material se aclaró por deshidratación y tratamiento con glicerina. La terminología descriptiva esencialmente es la empleada por TRUEB (1973: 64 - 132); además, para el aparato hiolaríngeo se siguió a TREWAVAS (1933), LIEM (1970) y TYLER (1971). Con el fin de precisar la estructura y relaciones de los elementos constitutivos de la cintura pectoral (firmisternia *vs* arciferia), se realizaron cortes histológicos con tinción diferenciadora.

Para la musculatura se empleó la técnica corriente por disección. Para el muslo, la nomenclatura corresponde a la utilizada por DUNLAP (1960); para la musculatura asociada con la mandíbula, la superficial mandibular y la del aparato hiolaríngeo, respectivamente se adoptaron las nomenclaturas de GRIFFITHS (1954), TYLER (1971) y TREWAVAS (1933).

La terminología y las caracterizaciones larvales siguen los trabajos de ORTON (1953) y LYNCH (1973).

En general para las comparaciones se acudió a información publicada, básicamente la consignada por LYNCH (1971; 1973) y HEYER (1975) en cuanto a los Leptodactylidae; SILVERSTONE (1975; 1976) en cuanto a los Phyllobatidae; McDIARMID (1969) e IZECKSOHN (1971) en cuanto a los Brachycephalidae; y LYNCH (1971; 1973), CEI (1962), GRIFFITHS (1958) en cuanto a *Rhinoderma,* aparte de otra literatura que oportunamente se menciona. Además, se examinó material representativo de varios géneros Anuros que atañen a la problemática estudiada *(v. gr. Eleutherodactylus, Phrynopus,* etc.) pertenecientes a la colección herpetológica del ICN. Con el fin de complementar y revisar la información publicada, se practicaron disecciones y preparación de material esquelético de *Dendrobates histrionicus* BERTHOLD 1845 (de la colección del ICN, procedente del Litoral Pacífico, localidad no precisada, posiblemente de la hoya del río Calima) y de *Rhinoderma darwinii* DUMERIL & BIBRON 1841, enviado en canje por el doctor Donald E. Hahn, Director del Laboratorio Marcus J. Lawrence Memorial, de Arizona, coleccionados por Ramón Formas en julio de 1965 en la Provincia de Valdivia, Chile (consignados en la colección herpetológica del ICN, Nos. 03381, 03382 y 03383).

El material se halla depositado en el Instituto de Ciencias Naturales - Museo de Historia Natural (ICN), Universidad Nacional de Colombia (Bogotá), y duplicados de la serie serán remitidos al Laboratorio de Investigación de Fauna, del Instituto de Recursos Naturales y del Medio Ambiente (Inderena), Bogotá.

2.2. ANÁLISIS Y EVALUACIÓN DE LOS CARACTERES.

En este estudio se reseñan primordialmente los caracteres que han dado base para derivar relaciones filogenéticas de los grandes taxa considerados por LYNCH (1973). Se opta por seguir a este autor, fundamentalmente, dado que ha presentado la más reciente contribución documentada en detalle, de dilucidar la filogenia de los Anura, recurriendo para ello a un análisis crítico y al uso ponderado de un número mayor de caracteres que los previamente usados para este fin. En el presente caso se utiliza el método de CAMIN & SOKAL (1965) en cuanto a la taxonomía numérica, algo modificado, pero siguiendo siempre la regla de la parsimonia, es decir, la búsqueda y adopción del modelo que contega la mayor información posible con el menor número de etapas. Para la aplicación de este método se utilizaron 68 caracteres, con el objeto de que al disponer de un número relativamente elevado de variables pudiese discernirse de manera más efectiva un modelo que expresase las relaciones filogenéticas más probables del género *Geobatrachus.*

La selección de estos caracteres tomó en cuenta los 38 considerados por LYNCH (1973: 140-156), complementados con otros utilizados por HEYER (1975: 3-21) y algunos adicionales no contemplados por dichos autores.

La secuencia numérica adoptada y que se emplea para los cladogramas elaborados en el presente trabajo es la de LYNCH (1973) para los caracteres 1-38, a los cuales se agregaron, aun cuando con numeración convenientemente ajustada, los caracteres 2-6, 8-9, 11-28, 30-31 y 35-37 de HEYER (1975). Como puede apreciarse, algunos caracteres utilizados por este autor fueron desechados aquí por cuanto correspondían a los ya empleados por LYNCH o resultaron de limitada aplicabilidad.

Para el conjunto de los caracteres escogidos por LYNCH (1973), seis de ellos parecen ser comunes a todos los representantes conocidos del suborden Neobatrachia, incluyendo *Geobatrachus*. Tales caracteres son:

15) Clavícula anteriormente superpuesta en parte a la escápula.

19) *Os parahyoideum* ausente.

25) Presencia de lengua.

30) Ausencia de *M. caudoiliopuboischiotibialis*.

36) Paraesfenoides con alas laterales.

38) Larvas carentes de barbicelos.

Siendo la condición de los citados caracteres común a todos los Neobatrachia y, por tanto, carente de utilidad para establecer afinidad filogenética de *Geobatrachus* dentro de dicho suborden, se los omitió de consideración posterior.

A continuación se pormenorizan los caracteres utilizados en el presente trabajo, así como las condiciones de los mismos (primitivo *vs.* avanzados o derivados) siguiendo para ello fundamentalmente el criterio de LYNCH (1973) y HEYER (1975), salvo cuando se anote y explique lo contrario.

Dentro de esta codificación un estadio o condición *0* equivale a aquel que se considera primitivo; *1, 2, 3,* etc., representan sucesivas condiciones que corresponden a estadios evolutivamente derivados o avanzados.

CARACTERES UTILIZADOS Y SU VALORACION:

Carácter	Condición
1. Número de vértebras presacras	0 = 9 2 = 8 4 = 7
2. Fusión de la vértebra cervical con la segunda presacra	0 = separadas 2 = unidas o fusionadas
3. Fusión sacro-coxígea	0 = separados o libres 2 = fusionados
4. Forma de los centros vertebrales	0 = notocorda persistente, arcos no invadidos por tejido conectivo; cuerpos intervertebrales libres en adultos 2 = cuerpos intervertebrales fusionados al extremo posterior del centro (procelos, incluyendo "anomocoelo" y "diplasiocoelo")
5. Distancia intercotilar	0 = estrechamente unidos o yuxtapuestos 2 = ampliamente separados
6. Dilatación de las diapófisis sacras	0 = ampliamente dilatadas 2 = no dilatadas
7. Presencia de procesos transversos sobre el *coccyx*	0 = presentes 2 = ausentes
8. Presencia de costillas.	0 = presentes en adultos y subadultos 2 = procesos transversos de las vértebra presacras anteriores elongados 4 = procesos de las vértebras presacras anteriores, no largos o aproximadamente largos como los de la sacra
9. Longitud de los procesos transversos de las vértebras presacras posteriores.	0 = cortos 2 = largos
10. Grado de imbricación del arco neural	0 = imbricados (canal neural cubierto) 2 = no imbricado (canal neural expuesto)
11. Estructura de la cintura pectoral	0 = arciferal 1 = "pseudofirmisternal" 2 = firmisternal

Carácter	Condición
12. Elementos prezonales (omosternón)	0 = presente 2 = ausente
13. Elementos postzonales (esternón)	0 = presente 2 = ausente
14. Elementos zonales (clavícula y precoracoides)	0 = óseos 2 = reducidos o cartilaginosos 4 = ausentes
15. Sutura entre clavícula y escápula	0 = sobreponiéndola 2 = no sobreponiéndola
16. Fórmula falangeal	0 = normal (2-2-3-3/2-2-3-4-3) 2 = con elementos intercalares (3-3-4-4/3-3-4-5-4)
17. Huesos tarsales: astrágalo y calcáneo	0 = libres 2 = fusionados
18. Número de tarsales	0 = 3 (1, 2, y 3-4) 2 = 2 (1-2, 3-4)
19. Osificación parahioidea	0 = osificado 2 = falta el elemento
20. Anillo cricoide	0 = unido 2 = con abertura medio-dorsal o ventral
21. Dentición en el arco maxilar	0 = dientes presentes 2 = dientes ausentes
22. Presencia de huesos en el cráneo	0 = todos presentes 2 = puntaje de 2 para cada hueso faltante
23. Modalidad del *amplexus*	0 = inguinal 2 = axilar
24. Forma de la pupila	0 = vertical 2 = horizontal, con sus modificaciones
25. Lengua	0 = ausente 2 = presente
26. Patrones de desarrollo (Lynch, 1973: 150)	0 = estadios 1, 2, 3 2 = estadio 4 4 = estadio 5
27. Partes bucales de larvas	0 = varias hileras de dentículos 2 = dentículos en hilera sencilla 4 = ausencia de dentículos y pico

Carácter	Condición
28. Posición y número de espiráculos	0 = sencillo, medio-ventral o sinistral 2 = pareados "pseudoespiráculos" 0 = espiráculos pareados 2 = espiráculo sencillo
29. Tubérculo metatarsal externo	0 = ausente 2 = presente
30. *M. caudoiliopuboischiotibialis*	0 = presente 2 = ausente
31. *Mm. semitendinosus-sartorius*	0 = no separado 2 = separado
M. glutaeus magnus	0 = presente 2 = ausente
32. Tendón accesorio del *M. glutaeus magnus*	0 = ausente 2 = presente
33. Cabeza accesoria del *M. adductor magnus*	0 = ausente 2 = presente
34. Inserción de los *Mm. sartorius-semitendinosus* con relación al *M. gracilis*	0 = ventral 2 = dorsal o en medio
35. Articulación sacro-coxígea	0 = monocondilar 2 = bicondilar 3 = fusionado
36. Hueso paraesfenoides	0 = sin alas laterales 2 = con alas laterales
37. Organo de Bidder	0 = ausente 2 = presente
38. Larvas con barbicelos	0 = presentes 2 = ausentes
39. Visibilidad del tímpano	0 = bien desarrollado, visible 1 = parcialmente oculto, algo visible 2 = completamente oculto, presente o ausente internamente
40. Pulgar en el macho	0 = presencia de espinas o asperezas, de almohadilla nupcial 1 = presente o ausente 2 = total ausencia de asperezas nupciales
41. Glándulas del cuerpo	0 = sin parotoideas bien definidas, pliegues inguinales o dorsolaterales 1 = con parotoideas bien definidas, glándulas presentes o ausentes

Condición	Carácter
	2 = glándulas inguinales definidas, presentes o ausentes 3 = pliegues dorsolaterales bien definidos, presentes o ausentes
42. Discos en dedos pediales	0 = sin discos 1 = con discos, sin fosetas circunferenciales, o escudetes dorsales 3 = discados, con escudetes dorsales 2 = con surco circunferencial
43. Decoración del tarso	0 = con pliegue o sin modificaciones 1 = tubérculo ausente o presente 2 = con lámina dérmica
44. Tubérculo metatarsal interno	0 = normal o puntiagudo 1 = con pala cornificada 2 = variación, con 0 o 1
45. Membranas de los dedos pediales	0 = con membranas 1 = libres, sin membranas 2 = algo membranosos
46. *M. adductor mandibularis*	0 = condición "s + e" 1 = condición "s"
47. *M. depressor mandibulae*	0 = originándose de la fascia dorsal y las regiones escamosa y ótica 2 = originándose de las regiones ótica y escamosa
48. *M. geniohyoideus medialis*	0 = contiguo medialmente 1 = presente o ausente 2 = separado medialmente
49. *M. petrohyoideus anterior*	0 = insertándose sobre el borde lateral de la lámina hioidea 1 = insertándose sobre el borde ventral de la lámina hioidea
50. Inserción del *M. sternohyoideus*	0 = cerca al borde lateral de la lámina hioidea, o cerca a la línea medial 1 = insertándose con algunas fibras sobre la línea media y otras sobre el borde lateral
51. *M. omohyoideus*	0 = presente en todas las especies 1 = presente o ausente 2 = ausente

Carácter	Condición
52. *M. iliacus externus*	0 = extendiéndose por menos de la mitad del *ilium* 1 = extendiéndose de la mitad a la tercera parte del *ilium* 2 = variación de 0 y 1 3 = extendiéndose de la tercera parte al extremo anterior del *ilium*
53. *M. tensor fasciae latae*	0 = se inserta posterior a la extensión del *iliacus externus* sobre el *ilium* 1 = se inserta al mismo nivel que el extremo anterior del *M. iliacus externus* sobre el *ilium* 2 = se inserta anterior a la extensión del *M. iliacus externus* sobre el *ilium* 3 = se inserta sobre el extremo anterior al *M. iliacus externus*
54. *M. semitendinosus*	0 = porciones interior y exterior subiguales, la porción exterior unida por tendón a la porción interior 1 = cabeza exterior más pequeña que la interior y ésta unida por tendón 2 = cabezas interior y exterior iguales en volumen 3 = cabeza exterior rudimentaria unida por tendón a la interior; o ausente
55. *M. adductor longus*	0 = bien desarrollado con inserción sobre o cerca de la rodilla 1 = pobremente desarrollado, inserto completamente sobre el *M. adductor magnus* cubierto completamente por el *M. sartorius* 2 = ausente
56. Cuadradoyugal	0 = presente haciendo contacto con la maxila 1 = ausente
57. Contacto nasal con la maxila	0 = en contacto 1 = separado
58. Nasal en contacto con los frontoparietales	0 = sin contacto 1 = en contacto 2 = fusionados

Carácter	Condición
59. Extensión de la cobertura de la fontanela por los frontoparietales	0 = no hay fontanela expuesta 1 = fontanela expuesta por los frontoparietales separados
60. Escamoso	0 = rama zigomática ligeramente más larga, más corta o igual que la rama ótica 1 = como el anterior con expansión definida y la rama zigomática articula con la maxila 2 = rama zigomática mucho más larga que la ótica; con la rama zigomática articulando con la maxila; con lámina ótica 3 = rama ótica mucho más larga que la zigomática
61. Dientes vomerinos	0 = presentes 1 = presentes o ausentes 2 = ausentes
62. Contacto medial de los vómeres	0 = sin contacto medial 1 = variación de 0, y en contacto medial
63. Fusión del proótico con los frontoparietales	0 = sin fusión 1 = fusionados
64. Procesos anteriores del hial	0 = presentes 1 = ausentes
65. Procesos alares del hioides	0 = angostos y ocultos 1 = rudimentarios 2 = ausentes 3 = no ocultos, amplios y en forma de ala
66. Falanges terminales	0 = simples, curvadas, en forma de "clavo" 1 = en forma de T
67. Cresta dorsal sobre el *ilium*	0 = sin cresta 1 = con cresta
68. Número diploide cromosómico	0 = 2n = 26 1 = 2n = 26 o menos 2 = 2n = 26, 24, 22 3 = 2n = 22 4 = 2n = menos de 22

3 — DESCRIPCION MORFOLOGICA Y CARIOTIPO

3.1. Aspecto general externo

En la mayor parte de los ejemplares de la serie examinada la piel es lisa y delgada, pero pequeñas verrugas de tipo *verruca glandularis (cf.* Elias & Shapiro, 1957: 4) se presentan en cantidad y densidad variables en la superficie dorsal, sin que su manifestación muestre relación evidente con el sexo o tamaño de los individuos, además esta variabilidad sigue un *continuum* entre los ejemplares carentes de verrugas y aquellos en que son particularmente numerosas. Tales verrugas generalmente se ubican sobre la parte posterior del dorso, hacia las ingles, y sobre la superficie dorsal de los miembros anteriores y posteriores, y en pocos casos sobre la cabeza. Por contraste, la piel de las partes inferiores es completamente lisa, sin pliegues transversos anteriores a la cintura escapular, ni evidencia del "disco" manifiesto en diversos Leptodactylidae. No existe patagio axilar ni inguinal, como tampoco braquioantebraquial, ni en el material preservado se observan pliegues transversos en la rodilla ni en el talón. Salvo las *verruca glandularis* ya citadas, el integumento carece de áreas complejas glandulares especializadas.

El aspecto externo de la cabeza no revela modificaciones particulares, el *rostrum* es subelíptico; el perfil lateral de la cabeza describe un trazo oblicuo descendente hacia adelante, casi rectilíneo, muy levemente convexo sobre la caja craneal, trazo éste que se interrumpe por una ligera concavidad inmediatamente anterior al nivel de las narinas, el cual define el abultamiento anterior del labio superior y se proyecta ligeramente por delante del labio inferior (fig. 20). El perfil antes descrito imparte al aspecto lateral de la cabeza un contorno triangular, un tanto aguzado anteriormente. Los *canthi rostrales* son angulares obtusos, con las regiones loreales cóncavas, descendiendo oblicuamente hacia el labio superior; cuando se aprecian en aspecto anterior las narinas externas son prominentes, orbiculares, con ligera inclinación anterodorsal; la distancia entre las narinas equivale al 77% de la longitud rostral y al 35% de la anchura máxima cefálica. La superficie dorsal de la cabeza es lisa, sin concavidad medial longitudinal evidente. Párpado superior liso, sin reborde manifiesto, su anchura equivale al 52.7% de la anchura interorbital y al 18% de la anchura máxima cefálica; diámetro del ojo equivalente al 77.3% de la longitud rostral y al 70% de la longitud cefálica; membrana palpebral translúcida y depigmentada; iris blanco grisáceo *in vivo,* con retículo oscuro, pupila longitudinalmente elíptica. Sin cresta supratimpánica exteriormente visible; tímpano oculto, evidenciable mediante disección. Saco vocal externo ausente. Aspecto general (fig. 1) del cuerpo moderadamente robusto, el diámetro bilateral del cuerpo a nivel de las axilas es algo menor que la anchura

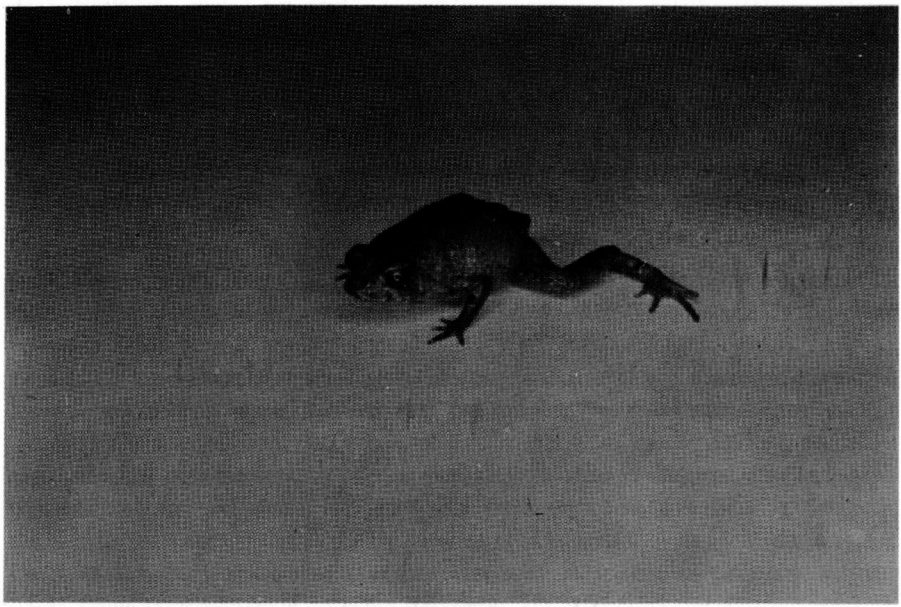

FIGURA 1. *Geobatrachus walkeri* Ruthven, 1915. Coleccionado en la localidad típica, montañas de San Lorenzo, 2.200 m.s.n.m. (Foto: Dr. A. Cadena).

máxima cefálica; sin relieve externo correspondiente a los elementos vertebrales. Miembros anteriores relativamente delgados, cuando el miembro anterior se coloca en posición paralela al eje principal del cuerpo, el dedo más largo toca la ingle; dedos proporcionalmente delgados, el I algo más largo que el II, éste alcanza la mitad de la longitud del III, el dedo IV es ligeramente más largo que el II; *prepollex* no observable exteriormente; membrana interdigital ausente, dedos sin orla o festón membranoso lateral. Superficie palmar (fig. 2) general lisa, con dos tubérculos palmares basales, uno interno de forma ovoide, de contorno irregular en la base del dedo I, y otro cordiforme de posición externa en la base del dedo IV. No se distinguen tubérculos subarticulares. Extremos digitales subagudos, carentes de discos, con una pequeña depresión subaguda pero no limitada por surco alguno; *pollex* sin callosidad, excrescencias nupciales, o pigmentación particular en las callosidades.

Miembros posteriores moderadamente robustos, cuando el miembro posterior se extiende hacia adelante, el talón llega a nivel de la articulación mandibular; longitud femoral equivalente al 41.90%-43.04% de la longitud rostro-cloacal; pierna equivalente al 89.68%-90-88% de la longitud femoral, de manera que al colocar los muslos perpendiculares al eje medial del cuerpo, los talones quedan separados entre sí por un espacio moderadamente amplio. Talón sin excrescencias cutáneas, tarso sin pliegues cutáneos longitudinales ni tubérculos plantares; cinco dedos pediales, el dedo II llega a la mitad de la primera falange del dedo III, éste sobrepasa en corta distancia la longitud de la primera falange del dedo IV, que es el más largo, el dedo V de longitud igual al III, el I apenas se percibe exteriormente por una pequeña saliente basal inmediata al borde interno del dedo II; *prehallux* no visible exteriormente; superficie plantar (fig. 3) en general lisa, con tubérculo metatarsal externo presente hemiesférico, pequeño, sin tubérculos subarticulares, pero son promínulos los extremos proximales y distales de las falanges. Extremos digitales similares en forma y estructura a los ya descritos para la mano; total ausencia de membrana interdigital e incluso ausencia de pliegue o festón lateral a los dedos.

3.2. Variabilidad en los caracteres externos.

Aparte de la variabilidad ya consignada en cuanto a la presencia y frecuencia de *verrucae glandulares* que no guardan relación con el sexo ni tamaño de los individuos, o sea que puede interpretarse como de naturaleza individual, también existe variabilidad en los siguientes caracteres:

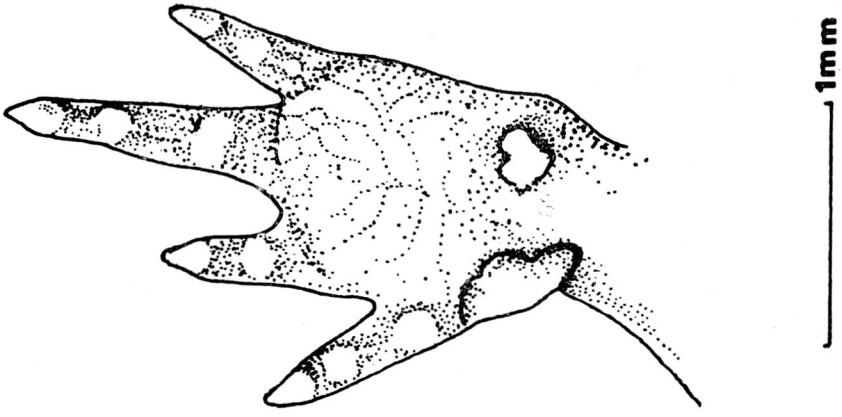

FIGURA 2. Aspecto de la superficie palmar izquierda.

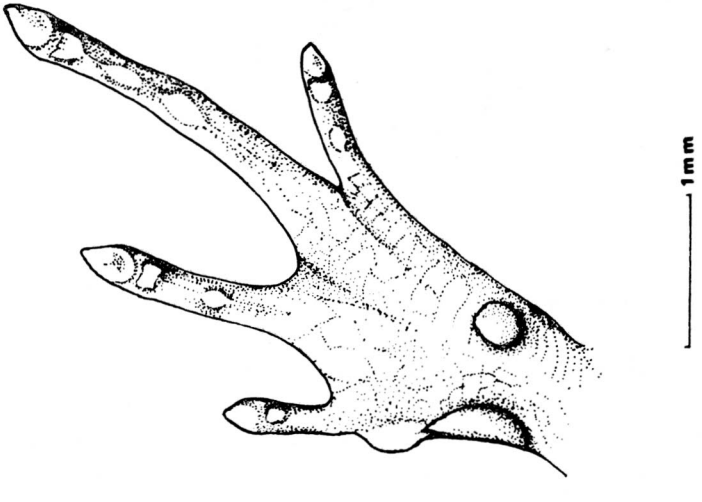

FIGURA 3. Aspecto de la superficie plantar izquierda.

3.2.1. *Tonalidad y diseño cromático.* Se analizaron cinco variables en 83 ejemplares, las cuales convencionalmente se designaron alfabéticamente. La primera de ellas (A) corresponde al colorido general de fondo, del cual se hallaron 6 modalidades, así:

A_1 = colorido negruzco (10Y 2/0, "Black" de Munsell).
A_2 = pardo negruzco (5YR 2/1, "Blackish brown" de Munsell).
A_3 = pardo obscuro (5YR 2/2, "Blackish brown" de Munsell).
A_4 = gris obscuro (5B 3/0, "Grayish black" de Munsell).
A_5 = pardo (7.5YR 4/3, "Brown" de Munsell).
A_6 = pardo amarillento (10YR 7/2, "Light yellow brownish gray" de Munsell).

En cuanto al diseño se reconocieron las siguientes variables:

B = línea medio-dorsal blanca bifurcada posteriormente con sendas ramificaciones sobre los muslos.
C = línea medio-dorsal negra no bifurcada.
D = diseño negro medio-dorsal y lateral.
E = diseño negro incluyendo listas paravertebrales.

Para estos caracteres se determinaron dos condiciones:

1 = ausente.
2 = presente.

Las variantes reconocidas, al combinarse entre sí teóricamente, pueden arrojar 48 posibles diseños, que se reducen a 16 si se exceptúa el carácter A. Dentro de la serie examinada se identificaron 20 de los posibles diseños cromáticos (véase tabla I). Posiblemente el control de la variabilidad cromática se debe a un conjunto de alelos.

Para el colorido de fondo se tienen las siguientes frecuencias relacionadas en la tabla II.

Es digno de mención el hecho de que ninguno de los diseños cromáticos observados aparecen simultáneamente las variantes $C_2 D_2$, para las cuales cabría esperar una frecuencia del 25% si los controles que determinan las variantes C_1, C_2, D_1, D_2, aparecen con la misma frecuencia dentro de la población.

3.2.2. *Talla corporal.* (Véanse Anexos, tablas I y II). Como podría esperarse, existe una amplia sobreposición entre la amplitud de la variabilidad observada para machos y hembras con respecto a la longitud rostro-cloacal. Sin embargo, la varibilidad en las hembras alcanza un valor superior (véase

tabla III), y el promedio aritmético indica que las hembras tienden a ser un 10.54% mayores que los machos, diferencia ésta sustentada por un nivel de probabilidad estadística ($P > 0.05$), según la prueba de t ($t = 6.28$). Es llamativa la reducida variabilidad relativa en ambas series a juzgar por los respectivos coeficientes de variación, los cuales, por otra parte, no difieren significativamente entre sí, según la prueba de F.

TABLA I

Variabilidad de la coloración dorsal en *Geobatrachus walkeri*. (N = 83).

Tipo de coloración	♂ ♂	♀ ♀	Total	Frecuencia %
$A_1B_1C_1D_1E_1$	4	1	5	6.02
$A_1B_2C_1D_1E_1$	2	1	3	3.61
$A_2B_1C_1D_1E_1$	1	6	7	8.43
$A_2B_2C_1D_1E_1$	1	1	2	2.41
$A_2B_2C_2D_1E_1$	1	1	2	2.41
$A_3B_1C_1D_1E_1$	6	8	14	16.87
$A_3B_2C_1D_1E_1$	0	1	1	1.20
$A_4B_1C_2D_1E_1$	2	1	3	3.61
$A_4B_1C_1D_1E_1$	9	9	18	21.69
$A_4B_1C_1D_1E_2$	1	2	3	3.61
$A_4B_2C_1D_1E_1$	2	1	3	3.61
$A_4B_1C_1D_2E_1$	1	1	2	2.41
$A_4B_2C_1D_1E_2$	0	1	1	1.20
$A_5B_1C_1D_1E_1$	2	2	4	4.82
$A_5B_2C_1D_1E_1$	1	1	2	2.41
$A_5B_1C_2D_1E_1$	0	3	3	3.61
$A_5B_1C_1D_2E_1$	1	1	2	2.41
$A_5B_1C_1D_1E_2$	0	1	1	1.20
$A_6B_1C_1D_1E_1$	3	3	6	7.23
$A_6B_2C_1D_1E_1$	1	0	1	1.20

TABLA II

Frecuencias observadas de las variantes del colorido dorsal de *Geobatrachus walkeri*. (N = 83).

Variante cromática	♂ ♂	♀ ♀	Total	Frecuencia %
A_1	6	2	8	9.64
A_2	3	2	5	13.25
A_3	6	9	15	18.07
A_4	15	15	30	36.14
A_5	4	8	12	14.46
A_6	4	3	7	8.43
B_1	30	38	68	81.92
B_2	8	7	15	18.07
C_1	35	40	75	90.35
C_2	3	5	8	9.64
D_1	36	43	79	95.18
D_2	2	2	4	4.82
E_1	37	41	78	93.97
E_2	1	4	5	6.02

TABLA III

Variabilidad morfométrica en machos y hembras de *Geobatrachus walkeri*.

	♂ ♂ (N = 34)			
	V	M ± Sm	S	CV
L RC	15.4 - 22.7	18.47 ± 0.29	1.69	9.15
L C	4.8 - 7.9	6.25 ± 0.14	0.82	13.06
A C	5.0 - 7.9	6.28 ± 0.12	0.67	10.58
L F	5.9 - 9.4	7.91 ± 0.16	0.90	11.43
L T	5.1 - 8.4	7.06 ± 0.13	0.76	10.76
L TP	9.1 - 13.8	11.54 ± 0.21	1.18	10.24
	♀ ♀ (N = 50)			
	V	M ± Sm	S	CV
L RC	17.5 - 24.0	20.65 ± 0.18	1.30	6.31
L C	5.2 - 10.2	6.90 ± 0.14	1.02	14.79
A C	6.2 - 8.6	7.29 ± 0.09	0.63	8.72
L F	7.0 - 10.2	8.63 ± 0.12	0.83	9.67
L T	6.6 - 8.8	7.80 ± 0.07	0.52	6.62
L TP	10.7 - 14.4	12.62 ± 0.13	0.93	7.34

TABLA IV

Variabilidad de las dimensiones porcentuales en machos y hembras de *Geobatrachus walkeri*.

	♂ ♂ (N = 34)			
	V	M ± Sm	S	CV
AC x 100/LRC . . .	25.11 - 41.58	34.08 ± 0.56	3.29	9.67
LC x 100/LRC . . .	25.77 - 47.31	34.00 ± 0.79	4.63	13.62
AC x 100/LC . . .	72.15 - 128.00	101.47 ± 2.18	12.72	12.54
LF x 100/LRC . . .	30.41 - 51.74	43.04 ± 0.71	5.02	11.65
LT x 100/LRC . . .	28.35 - 43.75	38.19 ± 0.65	3.80	9.95
LT x 100/LF . . .	67.16 x 106.30	89.68 ± 1.41	8.20	9.15
LTP x 100/LRC . . .	46.25 - 72.45	62.77 ± 1.15	6.69	10.66
LTP x 100/LF . . .	126.20 - 174.30	146.47 ± 2.03	11.84	8.09
	♀ ♀ (N = 50)			
	V	M ± Sm	S	CV
AC x 100/LRC . . .	22.94 - 40.89	35.33 ± 0.35	2.47	6.99
LC x 100/LRC . . .	25.36 - 49.04	33.34 ± 0.61	4.28	12.84
AC x 100/LC . . .	69.66 - 148.10	107.15 ± 1.83	12.97	12.11
LF x 100/LRC . . .	35.18 - 51.00	41.90 ± 0.61	4.29	10.23
LT x 100/LRC . . .	31.65 - 47.78	37.89 ± 0.39	2.78	7.45
LT x 100/LF . . .	73.68 - 105.30	90.88 ± 0.97	6.83	7.52
LTP x 100/LRC . . .	51.89 - 73.33	61.24 ± 0.67	4.75	7.76
LTP x 100/LF . . .	123.47 - 173.30	147.00 ± 1.81	12.86	8.75

3.2.3. *Proporciones morfométricas.* La comparación de estas proporciones (véase tabla IV), entre machos y hembras, revela algunas diferencias aparentes en cuanto a promedios, pero ninguna de ellas fue significativa ($P > 0.05$). Con todo, es posible que el examen de mayores series pruebe una diferencia significativa en los promedios de las relaciones AC x 100/LRC y AC x 100/LC, implicando una tendencia hacia mayores anchuras cefálicas proporcionales por parte de las hembras, ya que los respectivos valores de t (1.88-1.90) son bastantes próximos al valor de *t* correspondiente al nivel crítico de probabilidad de 0.05.

Es interesante destacar la gran variabilidad que muestran estas proporciones en ambos sexos según los coeficientes de variabilidad, sin que exista diferencia sexual significativa, pues todas las pruebas de *F* arrojan niveles de probabilidad mayores de 0.05.

Pruebas mediante gráficas de covariación practicadas entre las dimensiones así analizadas no arrojaron indicios de variabilidad atribuibles a alometría, lo cual resalta la calidad individual de tan amplia variabilidad.

3.3. Osteología.

3.3.1. *Cráneo.* Es completamente osificado, salvo la región orbitoesfenoidea (véanse figuras 4-5-6-7), el hueso cuadrado que es cartilaginoso y el esfenoetmoides que es fundamentalmente cartilaginoso, pero con calcificaciones dispersas, particularmente dispuestas hacia el extremo posterior, lo cual fue demostrado por tinción diferenciadora con rojo de alizarina. No existe ninguna tendencia de coosificación con la piel epicraneal ni de exóstosis pronunciadas. Los premaxilares no están fusionados medialmente entre sí y presentan amplios procesos alares que ascienden oblicuamente en sentido posterodorsal ampliamente divergentes entre sí, truncados distalmente; las partes palatinas son amplias, apenas con sendas pequeñas escotaduras paramediales, y el borde alveolar está provisto de dientes. El maxilar muestra una porción palatina moderadamente amplia que se expande formando una corta rama articular para el proceso anterior del pterigoideo y el cuerpo del hueso se estrecha muy gradualmente hacia atrás hasta articularse con el cuadradoyugal; la porción ascendente o *pars facialis* tiene un proceso anguloso amplio que asciende hasta contactar con la porción posterolateral de los nasales. Los dientes maxilares y premaxilares forman una hilera continua con espacios irregulares entre sí, y totalizan 36 a 45 piezas a cada lado ($N = 6$, $M = 41.43 \pm 1.54$), tienen una implantación del tipo pleurodonto en un surco continuo a lo largo de los procesos alveolares de la premaxila y la maxila, con el borde labial de dicho surco más sobresaliente en dirección ventral que el borde lingual. La arcada dental así formada (fig. 8) es continua, carente de diastemas, salvo un diastema medial que corresponde al sector de la sutura interpremaxilar. Las coronas de los dientes son blancas, lustrosas, no pediceladas, de aspecto cónico, aguzado (ligeramente incurvado en sentido distal en algunos dientes, sin que esta tendencia guarde relación con la posición de los dientes), la sección transversal de las coronas es suboblonga, debido a que hay cierta compresión en sentido bilateral (labio-lingual), sin crestas insinuadas. Los dientes emergentes guardan una disposición nítidamente uniseriada y gran parte de sus coronas se halla cubierta por tejido gingival.

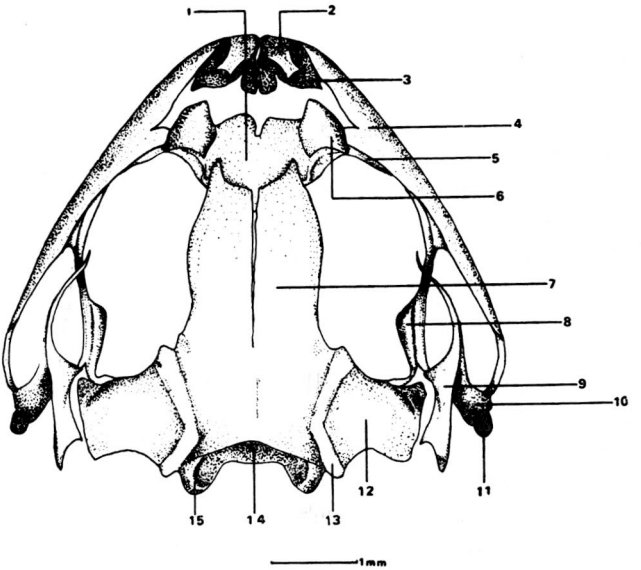

FIGURA 4. Aspecto dorsal del cráneo:

1. *os sphenoethmoidale.*
2. *processus alaris premaxillare.*
3. *os premaxillare.*
4. *os maxillare.*
5. *os palatinum.*
6. *os nasale.*
7. *os frontoparietale.*
8. *os pterygoideum.*
9. *os squamosum.*
10. *ramus ventralis ossi squamosi.*
11. *os quadratum.*
12. *os otoccipitale.*
13. *eminentia epiotica.*
14. *foramen magnum.*
15. *condylus occipitalis.*

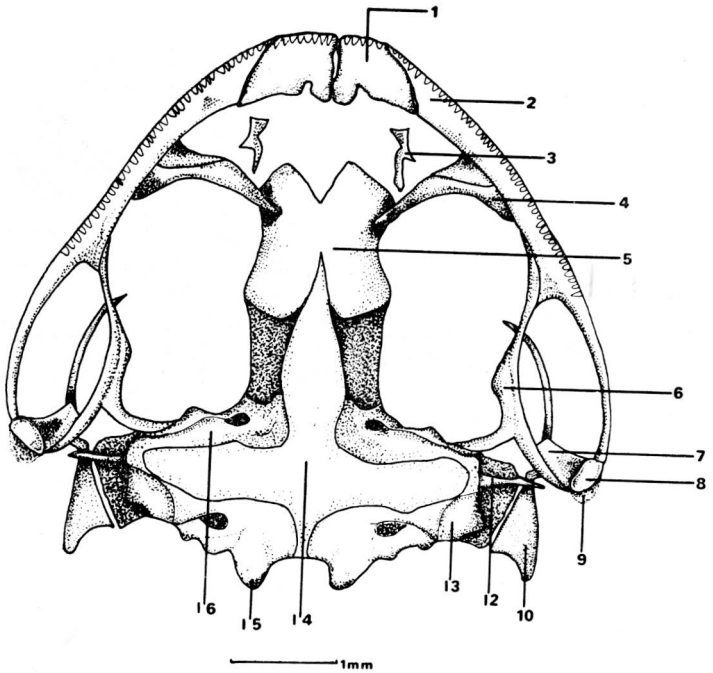

FIGURA 5. Aspecto ventral del cráneo:

1. *os premaxillare.*
2. *os maxillare.*
3. *os prevomeris.*
4. *os palatinum.*
5. *os sphenoethmoidale.*
6. *os pterygoideum.*
7. *ramus ventralis ossi squamost.*
8. *os cuadratojugale.*
9. *os quadratum.*
10. *os squamosum.*
12. *columella auris* (= *plectrum*).
13. *crista parotica.*
14. *os parasphenoidale.*
15. *condylus occipitalis.*
16. *os prooticum.*

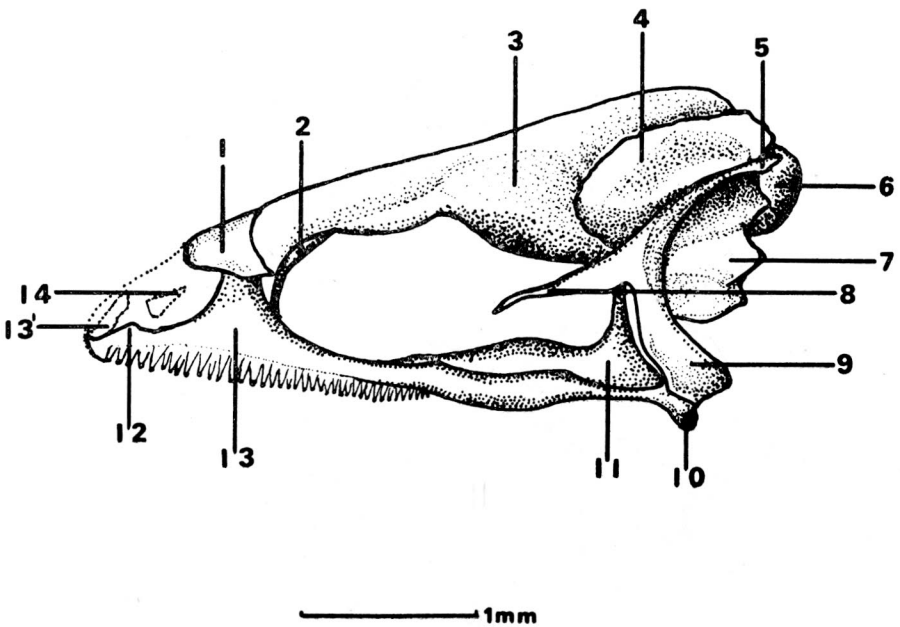

FIGURA 6. Aspecto lateral del cráneo:

1. *os nasale.*
2. *os palatinum.*
3. *os frontoparietale.*
4. *eminentia epiotica.*
5. *ramus oticus ossi squamosi.*
6. *condylus occipitalis.*
7. *crista parotica.*
8. *ramus zygomaticus ossi squamosi.*
9. *ramus ventralis ossi squamosi.*
10. *os quadratum.*
11. *os pterygoideum.*
12. *pars facialis ossi maxillari.*
13. *processus posterior parti faciale ossi maxillare.*
13'. *processus alaris ossi maxillari.*
14. *os septomaxillari.*

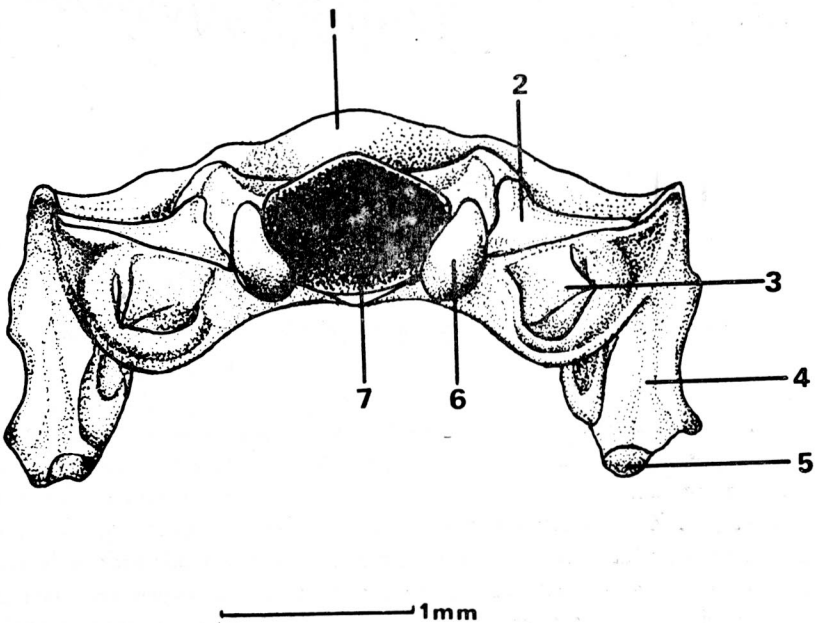

FIGURA 7. Aspecto posterior del cráneo:

1. *os frontoparietale.*
2. *columella auris (= plectrum).*
3. *crista parotica.*
4. *ramus oticus ossis squamosi.*
5. *os quadratum.*
6. *condylus occipitalis.*
7. *foramen magnum.*

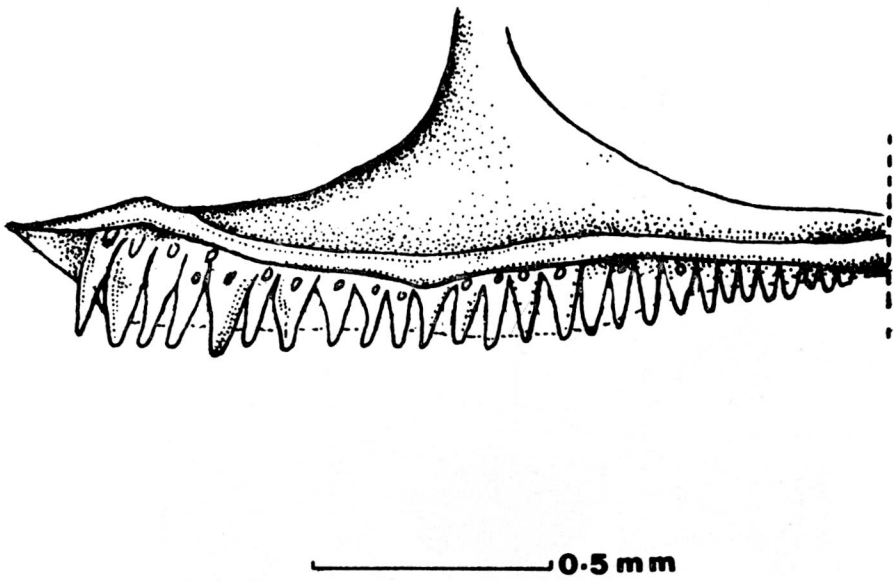

FIGURA 8. Aspecto labial de la maxila. Detalle de la disposición dentaria.

Cuando se remueven las encías aparece una segunda serie de dientes que ocupa una posición paralela y lingual con relación a la serie emergente; esta serie lingual se halla constituida por dientes cónicos, cada uno de los cuales ocupa una posición inmediatamente lingual al nivel del centro de la corona de estas últimas, y la base de las piezas menores se halla adherida a la pared lingual de la correspondiente pieza emergente, tanto que a primera vista aparentan ser cúspides accesorias. No obstante la adherencia probablemente se halla constituida por tejido conectivo no calcificado, puesto que las piezas linguales no emergentes pueden ser removidas fácilmente de las coronas de las piezas labiales emergentes, lo cual parece demostrar que no existe fusión o concreción con estas últimas. En el material revisado que incluyó ejemplares de 16.9 a 24.0 mm. de LRC, el plano oclusal de las piezas emergentes es muy regular, lo cual implica que en los individuos crecidos el reemplazo dental que puede ocurrir tiende a ser bastante regular y carente de discontinuidades. Las piezas labiales inmersas dentro de las encías, ciertamente deben corresponder a piezas de reemplazo, que junto con las emergentes representan líneas sucesionales dentales ("Zahnreihen", en el sentido de WOERDEMAN, 1921). Las nasales, reducidos, fuertes, subtrapezoidales con borde lateral sensiblemente convexo y el posterior cóncavo, cubriendo parcialmente el esfenoetmoides y el extremo dorsal de la *pars facialis* de la maxila, no contactan los fron-

toparietales y están ampliamente separados entre sí. Esfenoetmoides relativamente grande con una pequeña hendidura dorsoventral medial anterior, más amplia y profunda en aspecto ventral, de paredes delgadas. Frontoparietales relativamente grandes, su extremo anterior describe en aspecto dorsal un trazo fuertemente cóncavo, debido a que sus extremos anterolaterales se proyectan hacia adelante como procesos agudos; medialmente a nivel de la porción correspondiente a las fosas orbitotemporales están separados por un angosto espacio medial longitudinal que se estrecha progresivamente hacia atrás, y posteriormente se hallan plenamente fusionados sin que exista una verdadera fontanela frontoparietal; los bordes supraorbitarios no son marcadamente divergentes entre sí, y cada uno de ellos, en aspecto dorsal, describe un trazo ligeramente convexo, posterolateralmente se fusionan a los otoccipitales respectivos dando lugar en el sector de fusión a una cresta amplia pero roma y no muy prominente; hacia atrás, en la porción donde se hallan fusionados, se insinúa en plano sagital una leve cresta. La arteria carótida externa tiene un recorrido superficial a los frontoparietales sin formación de canal, salvo una ligera depresión que se insinúa sobre cada uno de los frontoparietales antes de que ésta penetre a la fosa orbitotemporal. El proótico y el exoccipital se hallan totalmente fusionados entre sí. Cóndilos exoccipitales ampliamente separados, no pedicelados. *Columella auris* (= *plectrum)* cónica en su porción medial, atenuándose en sentido lateral como una estrecha prolongación laminar. Cuadradoyugal reducido, osificado, articulado con el pterigoideo y con el extremo posterior de la maxila y sobrepuesto en su parte posterior por el proceso zigomático del escamoso. Cuadrado reducido y cartilaginoso.

El ángulo entre el proceso ventral del escamoso y la arcada maxilar es de 50°. Escamoso con el proceso zigomático moderadamente largo, aguzado hacia adelante, ligeramente inclinado anteroventralmente, y sin suturarse ni contactar la maxila o algún otro hueso. El proceso ótico algo más largo que el zigomático, bordeando la eminencia epiótica; el proceso ventral es amplio, ligeramente incurvado hacia atrás y articulado al cuadradoyugal. Se nota ausencia de la fenestra temporal y de la lámina ótica. Prevómeres reducidos, con un proceso angular agudo lateral y un proceso posterior pero sin proceso dentígeno desarrollado y sin contactar ningún otro hueso. Palatinos relativamente grandes, ampliamente separados entre sí, ligeramente convexos hacia adelante con sus extremos mediales ligeramente sobrepuestos a la superficie ventral del esfenoetmoides. Paraesfenoides liso en aspecto ventral, con el proceso cultriforme lanceolado, agudo cuyo extremo encaja sin fusionarse con la hendidura posterior del esfenoetmoides; los procesos laterales divergentes en ángulo recto con relación al eje medial del cráneo y sin contactar con los pterigoideos y, además, el hueso presenta una proyección medial posterior que se prolonga hasta el borde ventral del *foramen magnum* sin fusionarse con

los elementos adyacentes. Pterigoideo con un largo proceso anterior que se articula con la maxila, no así con los extremos posterolaterales de los palatinos, y cuyo extremo anterior coincide con el plano del extremo anterior del proceso cultriforme del paraesfenoides, dicho proceso presenta un desarrollo laminar medial a manera de un pliegue cóncavo; los procesos medial y posteromedial subiguales en longitud, el proceso medial levemente arqueado, se dirige en sentido medial sin contactar el paraesfenoides y el proceso posteromedial se articula sin fusionarse al proceso ventral del escamoso. Mandíbula constituida por el hueso sinfisial, el cartílago de Meckel y los huesos dentario y angular, desprovistos de dientes u odontoides.

3.3.2. *Esqueleto hiolaríngeo* (fig. 9). Consta de una lámina hioidea cartilaginosa moderadamente alargada; el seno hiogloso es muy proyectado hacia atrás, subagudo con su extremo posterior sobrepasando hacia atrás el nivel del origen de los procesos alares (= hipobranquiales I) y la membrana hioglosa es bastante desarrollada pero profundamente escotada anteriormente, los ceratohiales divergentes en su origen, largos, describen una figura sigmoide y presentan sendos cuernos anteriores bastante desarrollados, de los cuales es más largo y cóncavo en sentido medial mientras que el lateral se incurva en sentido anteromedial. Los procesos alares (= hipobranquiales I) son moderadamente largos, truncados, levemente pedicelados y ligeramente inclinados hacia atrás; los procesos posterolaterales (= hipobranquiales II) son ligeramente mayores que los anteriores e igualmente con ligera inclinación hacia atrás; los procesos posteromediales (= hipobranquiales IV) son osificados, no muy alargados, divergentes, dirigidos posterolateralmente, constrictos hacia su porción media principalmente debido a que su borde medial es bastante cóncavo, dilatados distalmente, rematados en sendas epífisis cartilaginosas. Anillo cricoideo completo, procesos branquiales delgados aguzados, no muy cortos, dirigidos en sentido anterior y con proceso esofágico más largo y delgado; aritenoides dividido medialmente, cada lóbulo con su extremo anterior obtuso, ensanchado gradualmente hacia su base.

3.3.3. *Esqueleto axial post-craneal.* La columna vertebral (véanse figuras 10, 11) presenta 8 vértebras presacras. El atlas o vértebra cervical (fig. 12) carece de procesos transversos y de espina dorsal prominente, su longitud equivale al 20.5% de la longitud conjunta de las vértebras presacras y su anchura al 17% de dicha longitud. A la tercera vértebra corresponden los procesos transversos de mayor longitud (la anchura máxima a través de éstos equivale al 61.3% de la longitud conjunta de las vértebras presacras), y se orientan lateralmente (perpendiculares al eje medial del cuerpo); en la segunda vértebra (fig. 13), los procesos transversos son más cortos que en las restantes vértebras troncales, y muestran ligera inclinación anterolateral; en las vértebras

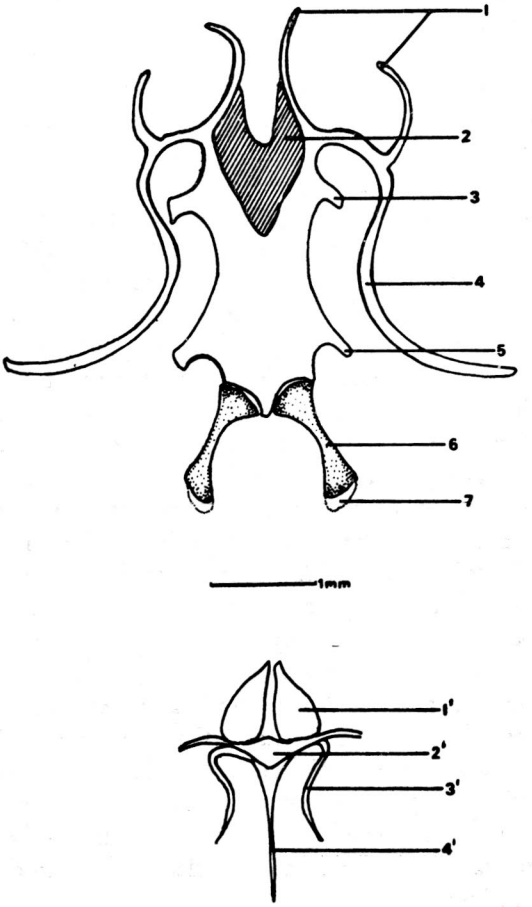

FIGURA 9. Aspecto ventral del aparato hiolaríngeo:

1. *cornu anterius.*
2. *membrana hyoglossa.*
3. *processus alaris ossis hyoidei* (= *hypobranchiale* I).
4. *os hyale* (= *ceratohyale*).
5. *processus posterolateralis* (= *hypobranchiale* II).
6. *processus posteromedialis* (= *hypobranchiale* IV).
7. *epiphysis cartilaginea.*

1'. *cartilago arytenoideus.*

2'. *annulus cricoideus.*

3'. *processus branchialis.*

4'. *processus aesophagicus.*

cuarta, quinta y sexta los procesos ya citados son subiguales en longitud, algo más cortos que en la tercera e igualmente orientados, y en las séptima y octava los procesos son subiguales en longitud a los de las tres últimas vértebras citadas, pero muestran leve inclinación en sentido anterior; el conjunto de la columna vertebral apreciado en aspecto dorsal indica que las vértebras no son imbricadas, dorsalmente las zigapófisis posteriores se sobreponen a las zigapófisis anteriores subsiguientes, y cuando se aprecian ventralmente su forma redondeada es similar en todas las vértebras pero su dirección muestra algún cambio; las espinas neurales de las vértebras segunda a octava son ampliamente truncadas en su borde dorsal y con ligera inclinación hacia atrás, en aspecto dorsal muestra cierta irregularidad o asimetría, pero son más comprimidas en la séptima y actava vértebras y las facetas articulares, en aspecto ventral, aparentemente son compactas. El *os sacrum* (fig. 14) es abreviado en sentido antero-posterior (su longitud medial equivale al 8.5% de la citada longitud), la espina neural es más reducida que en las vértebras precedentes, las diapófisis se hallan inclinadas en sentido posterolateral, en aspecto dorsal y ventral sus bordes anterior y posterior son subparalelos sin dilatación terminal y su extremidad distal truncada redondeada, y se proyectan lateralmente un poco menos que los procesos transversos de la octava presacra; las diapófisis son deprimidas y con sección transversal elipsoidea. El *urostylum* (fig. 15) tiene una longitud equivalente al 72.3% de la longitud conjunta de las vértebras presacras, presenta un ligero ensanchamiento proximal a cada lado formado por procesos transversos, cuyos extremos son redondeados (tanto que la longitud del *urostylum* equivale a 8.5 veces la anchura bilateral proximal del mismo), los procesos transversos vestigiales alcanzan a formar a cada lado una cresta que hacia el tercio distal tiende a ensancharse levemente; mediodorsalmente, ligeramente detrás de la articulación sacro-coxígea, la cual es bicondilar, se inicia abruptamente una cresta, la cual emite una prolongación angulosa inclinada anteromedialmente, y detrás de ésta la cresta se adelgaza y decrece gradualmente en altura hasta llegar al tercio distal del hueso, donde se hace indistinta.

Morfológicamente los *ossa coxalia* (fig. 16) corresponden al denominado tipo "leptodactilino" (LYNCH, 1971: 62) y su longitud máxima equivale al 62.5% de la longitud total de las vértebras presacras; la lámina del *ilium* es ensanchada y la *protuberantia dorsalis* y la *crista dorsalis* no muy pronunciadas; el *acetabulum* es amplio, en el pubis la expansión acetabular ventral es pronunciada y, además, la expansión acetabular dorsal sobresale ampliamente.

3.3.4. *Esqueleto apendicular.* La *cintura pectoral* (véase figura 17) es netamente firmisternal, condición ésta comprobada mediante corte histológico y tinción diferencial. El omosternón es cartilaginoso, bien desarrollado, con as-

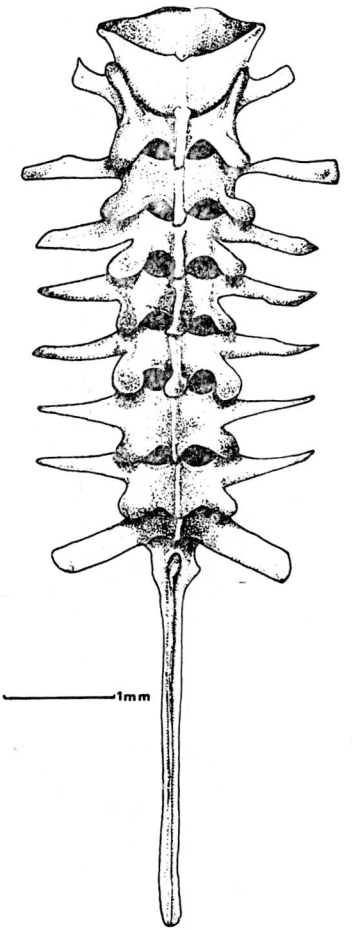

FIGURA 10. Aspecto dorsal de la columna vertebral.

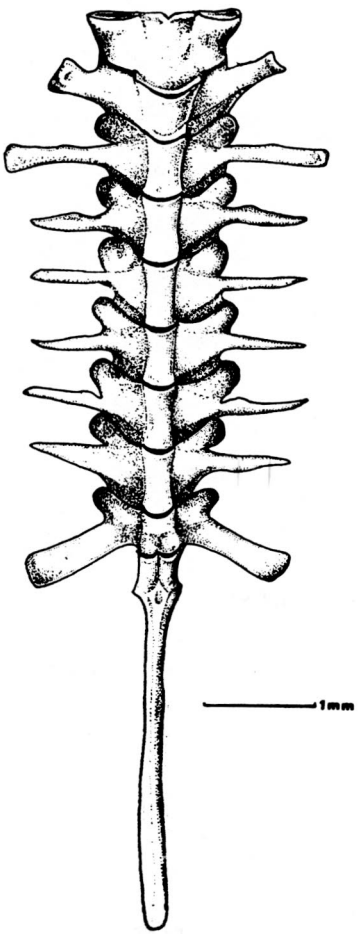

FIGURA 11. Aspecto ventral de la columna vertebral.

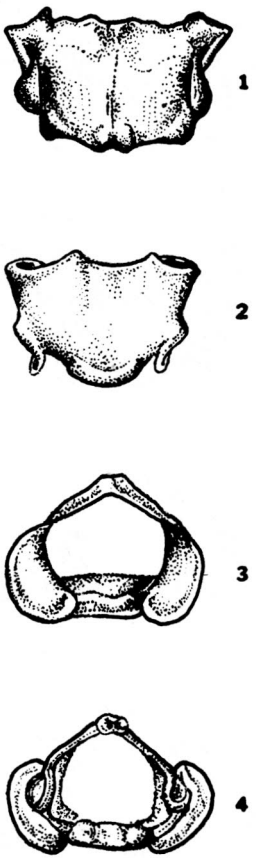

FIGURA 12. Atlas:

1. aspecto dorsal.
2. aspecto ventral.
3. aspecto anterior.
4. aspecto posterior.

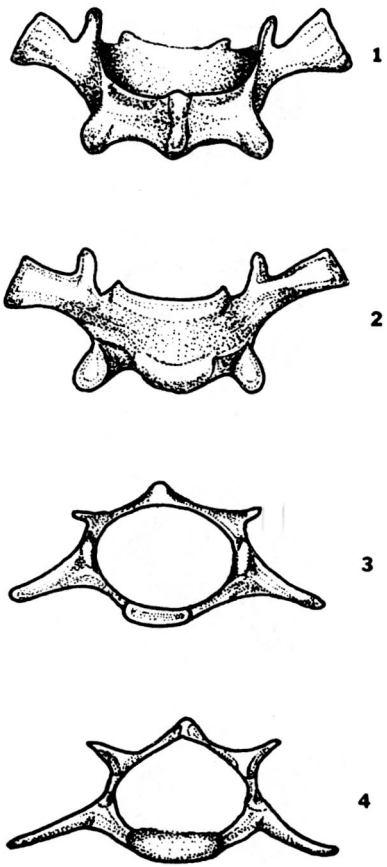

FIGURA 13. Segunda vértebra presacra:

1. aspecto dorsal.
2. aspecto ventral.
3. aspecto anterior.
4. aspecto posterior.

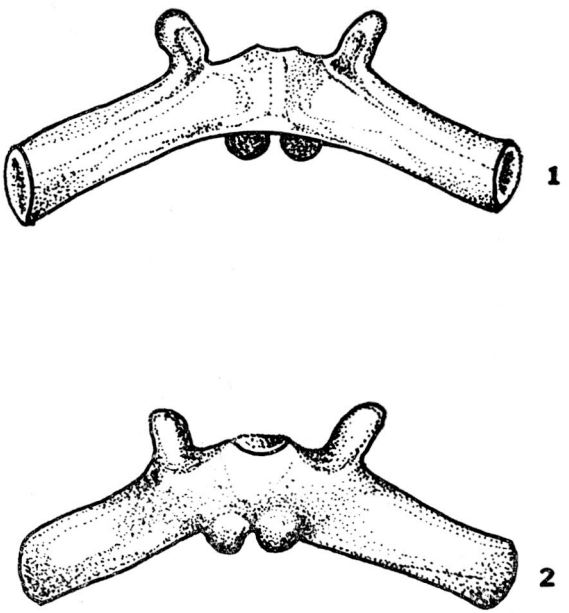

FIGURA 14. Hueso sacro (= *Os sacrum*).

1. aspecto dorsal. 2. aspecto ventral.

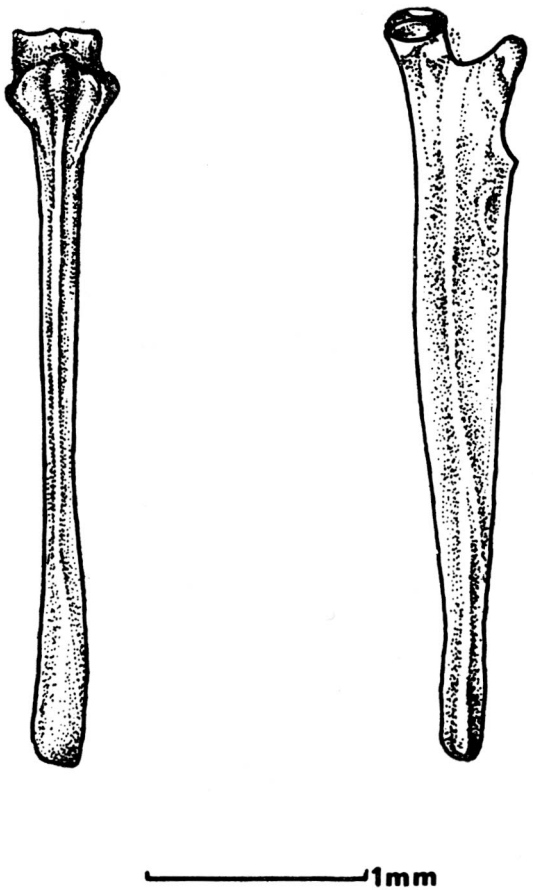

FIGURA 15. *Coccyx* (= *Urostylum*). Aspecto dorsal y lateral.

pecto laminar, ensanchado hacia adelante y truncado distalmente; el esternón es subigual en longitud al omosternón, algo más ensanchado que éste, laminar, cartilaginoso, terminalmente trilobado con los lóbulos laterales cortos y romos y el medial más desarrollado y un tanto aguzado. Los epicoracoides son cartilaginosos, perpendiculares al eje medial del cuerpo, elipsoides en sección, atenuados en sentido medial y gradualmente engrosados anteroposteriormente de manera gradual hacia su extremo lateral, se hallan dispuestos perpendicularmente con respecto al eje medial del cuerpo y fusionados tanto al omosternón como a las escápulas. Clavícula muy reducida, en aspecto anterior cuneiforme, aguzada gradualmente en sentido medial y ensanchada moderadamente en su extremo lateral, en aspecto dorsal o ventral aparece como un elemento que cubre a lo sumo la mitad del borde anterior del epicoracoides (en algunos individuos es aún más reducida y con el extremo proximal alcanzando el nivel del extremo medial de la escápula). Coracoides fusionados a la escápula, hacia su porción media un tanto estrechados y muy dilatados en su extremo mesial, no suturados entre sí y con su borde medial provisto de una escotadura cóncava, variable individualmente en desarrollo; el eje longitudinal del hueso se halla inclinado 30° en sentido posteromedial con relación con el eje longitudinal del cuerpo. Escápula osificada, moderadamente corta y robusta, supraescápula con los procesos anterior y articular osificados *(cleithrum)* y el resto cartilaginoso.

Radio y *ulna* plenamente fusionados, según la condición usual en los Anuros (fig. 18). Carpales proximales representados por el ulnar y el radial; carpales distales representados por un elemento comparativamente grande, resultado de la fusión de los *carpalia 4* y *5* y el *os centrale 2*, en el cual se articulan los metacarpales III, IV, V anteriormente; y el *os centrale 1* basal, lateral y tangencialmente, a éste se articula distalmente el *os carpale 1*, que recibe por su parte anterior el *prepollex* y el *os carpale 3*, al cual se articula el metacarpal II. Además, en aspecto palmar, en una posición proximal al metacarpal III existe un hueso sesamoideo bastante desarrollado, contenido en el tendón del músculo flexor del dedo III. La fórmula falangeal es 2,2,3,3, no existen elementos cartilaginosos intercalares y las falanges terminales presentan sendas expansiones laterales que les imparten un aspecto de T.

La tibia y la fíbula plenamente fusionadas al igual que el calcáneo con el astrágalo (= *talus*). La fila distal de tarsales está representada por dos elementos: el *os tarsale 1* y el *osa tarsalia 2 + 3 + 4* (fig. 19). En aspecto plantar a nivel de la articulación entre el calcáneo y el astrágalo y el metatarsal del dedo IV, hay un conspicuo hueso sesamoideo contenido en el tendón del *M. palmaris longus lateralis* del tendón superficial del dedo IV, cuyo origen se sitúa en la superficie plantar; el *prehallux* es muy reducido y representado por dos elementos óseos. La fórmula falangeal es 1,2,3,4,3, faltan

elementos intercalares cartilaginosos. El dedo I es reducido y la falange remata por una breve prolongación distal sin ensanchamientos laterales, por contraste con las falanges de los restantes dedos que representan expansiones laterales y, por tanto, con aspecto de T.

3.4. Miología.

3.4.1. *Musculatura hipobranquial* (fig. 20). El *M. depressor mandibularis* se origina en la rama ótica del escamoso y en las porciones posterior y ventral del anillo timpánico, pero una delgada capa de fibras sobrepasa dicha rama para originarse en la fascia dorsal, y su posición posterior tiene origen aponeurótico alcanzando el margen vertebral de la supraescápula, y se inserta en la parte posterior del ángulo mandibular. El grupo de los *Mm. adductores mandibulares* está representado con un *M. adductor mandibularis subexternus*, que se origina en la rama proótica o anterior del escamoso y en la porción anterior del anillo timpánico, y se inserta en la superficie lateral de la rama mandibular. Su recorrido es profundo con relación al yugal, y hacia su borde anterior emerge el *ramus mandibularis nervi trigemini*, que tiene un recorrido sigmoideo inmediatamente superficial al músculo y para así mismo inmediatamente profundo al yugal. Por estas características, no quedando cubierto el *ramus mandibularis nervi trigemini* por otro músculo aductor mandibular, se concluye que en *Geobatrachus* se halla representada la condición "*s*".

No obstante, inmediatamente posterior al citado nervio, aparece un músculo pequeño que por su disposición cumpliría una función de aducción, con origen en la superficie interna del yugal, e inserción en la superficie externa de la rama mandibular; detrás de la inserción del *M. adductor mandibularis subexternus*. Además, inmediatamente posterior a este pequeño músculo aparece otro, anterior al *M. depressor mandibularis*, con origen en la superficie externa del yugal e inserción en la superficie lateral de la rama mandibular, y cuya función también sería aductora.

La posible homologación de estos dos músculos aductores ofrece las siguientes alternativas:

1) Que el primero de ellos represente un *M. adductor externus* que se hubiese abreviado perdiendo sus orígenes en el escamoso y el anillo timpánico, y adquiriendo un nuevo origen en el yugal. De ser así, la condición muscular sería "*s* + *e*" muy modificada por cuanto además el tramo del nervio trigémino, que habría de quedar oculto por este músculo, queda al descubierto en disección superficial. Su origen en la superficie interna del yugal presta apoyo a esta interpretación.

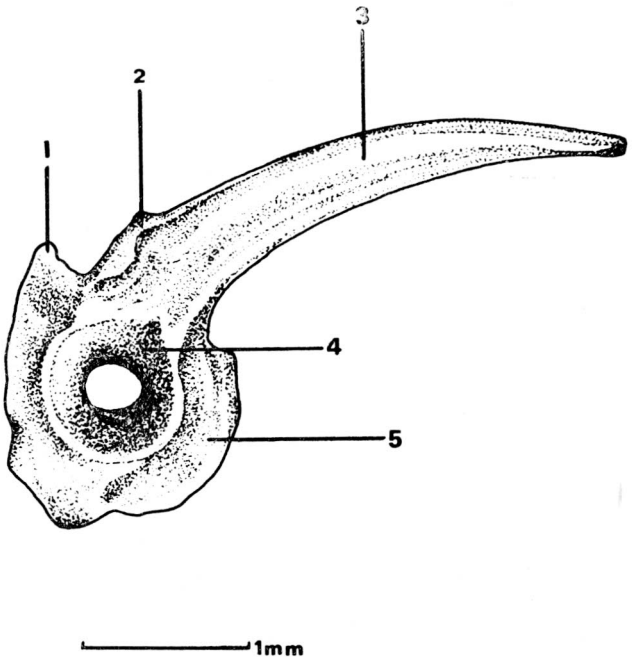

FIGURA 16. *Os innominatum* (= *Os coxale*):

1. *tuberculum acetabulare dorsale.*
2. *protuberantia dorsalis.*
3. *crista dorsalis ossis ilii.*
4. *acetabulum.*
5. *corpus ossis pubis.*

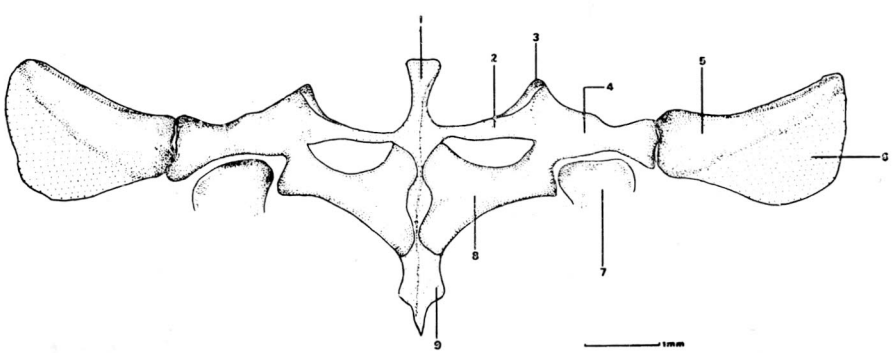

FIGURA 17. Aspecto ventral de la cintura escapular:

1. *omosternum.*
2. *cartílago epicoracoideus* (= *procoracoideus*).
3. *clavícula.*
4. *scapula.*
5. *cleithrum* (= *suprascapula*).
6. *suprascapula.*
7. *caput humeri.*
8. *os coracoideum.*
9. *sternum* (= *metasternum*).

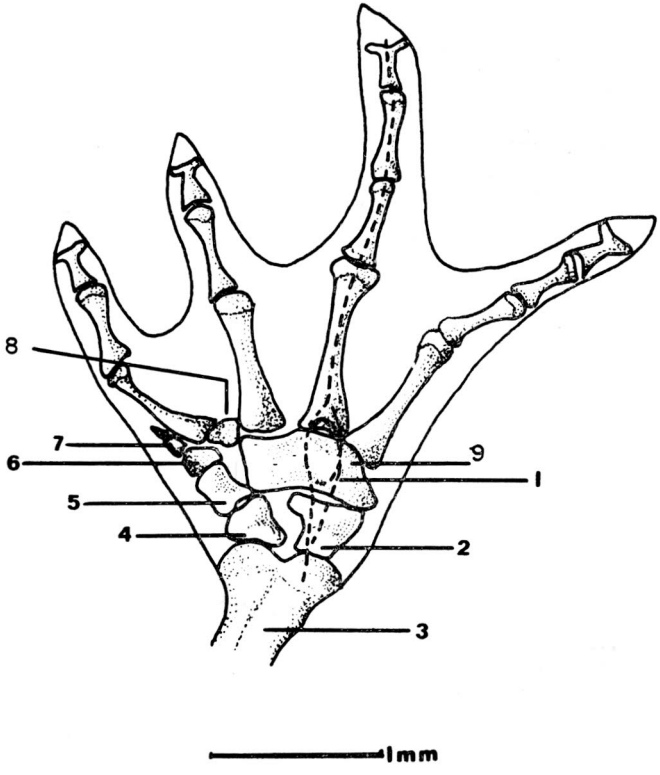

FIGURA 18. Aspecto palmar del endoesqueleto de la mano:

1. *ossa carpalia 4 + 5 + os centrale 2.*
2. *os ulnare.*
3. *Radio-ulna.*
4. *os radiale.*
5. *os centrale 1.*
6. *os carpale 1.*
7. *Prepollex.*
8. *os carpale 1.*
9. hueso sesamoideo sostenido por el tendón del dedo III, cuyo recorrido se representa en trazo discontinuo.

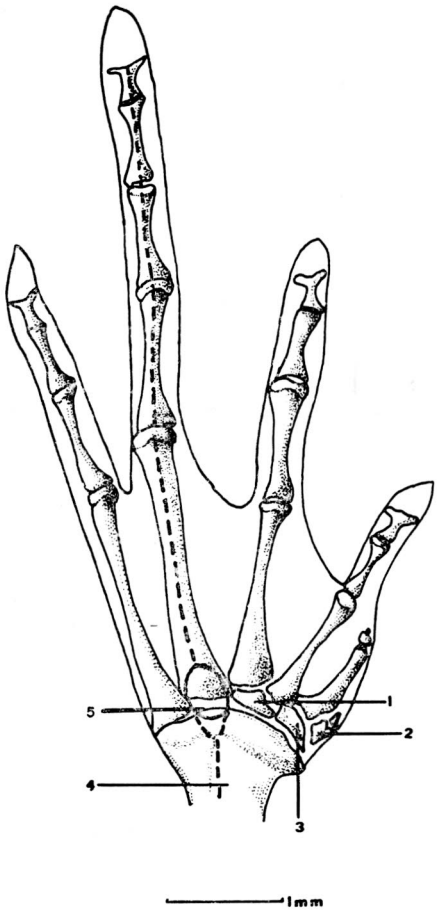

FIGURA 19. Vista plantar derecha. El dedo I está incorporado en el tejido conjuntivo de la planta.

1. *osa tarsalia 2 + 3 + 4.*
2. *Prehallux.*
3. *os tarsale 1.*
4. *os astragalum (= talus + os calcaneum).*
5. hueso sesamoideo, sostenido por tendón del dedo IV, el cual se representa mediante trazos interrumpidos.

2) El segundo de estos músculos, pese a su origen, con extensión un tanto anterior y restringida, así como a su función aductora, por su posición (externa con respecto al yugal), la situación de su inserción y su estrecho contacto posterior con los haces del *M. adductor mandibularis* podría corresponder a un fascículo de este músculo que habría perdido su origen en el anillo timpánico.

Mientras aparezca mayor información que permita un pronunciamiento acerca de las alternativas aquí propuestas, se adopta la condición "*s*" para efectos del tratamiento del clarograma.

Ventralmente se evidencia (fig. 21) el *M. submentalis* de contorno ampliamente ovoideo y bastante pronunciado. El *M. intermandibularis* ocupa la mayor parte del espacio interramial con fibras perpendiculares al eje medial del cuerpo, donde se presenta un rafé bastante irregular; posteriormente se halla recubierto por las fibras del *M. interhyoideus*, y aproximadamente en los 3/5 anteriores de cada rama mandibular se originan fibras que convergen hacia el *M. submentalis*. Asociados al aparato hiolaríngeo (fig. 22) aparecen los *Mm. geniohyoidei mediales*, continuos medialmente, que cubren en gran parte a los *Mm. genyohyoidei laterales*, los cuales se disponen ventralmente con relación a los cuernos laterales del hioides. El *M. sternohyoideus* se origina sobre el borde posterior del *hypobranchialis II* y se extiende sobre el borde lateral de la lámina hioidea hasta el borde posterior de la curvatura basal de los cuernos anteriores. El *M. omohyoideus* se inserta sobre la lámina hioidea y pasa entre el *hypobranchialis II* y el *hypobranchialis IV*. El *M. petrohyoideus anterior* se origina en la lámina del *hyale* y se comunica con el aparato hioideo y mediante fibras delgadas se inserta sobre la superficie dorsal de la lámina hioidea cerca al borde lateral desde el borde anterior del *hypobranchialis I* hasta la parte media de la lámina. El *M. petrohyoideus posterior* tiene un origen inmediatamente anterior al del músculo precedente y se inserta sobre el ligamento cricoideo.

3.4.2. *Musculatura crural* (véanse figuras 23, 24, 25, 26). En plano superficial de la norma ventral del muslo se observa el *M. adductor longus* relativamente amplio, que se atenúa en sentido distal y tiene inserción aponeurótica en la rodilla; este músculo está cubierto hacia su borde posterior por el *M. sartorius* que recorre el muslo en sentido ligeramente diagonal y se atenúa distalmente en un tendón normal que se inserta también en la rodilla; el *M. cruralis* alcanza a apreciarse parcialmente hacia la mitad distal del borde anterior del muslo, y el *M. adductor magnus* proximalmente aparece dilatado y parcialmente expuesto, pues se halla cubierto desde su parte medial por el *M. sartorius*. Los *Mm. gracilis major* y *minor* aparecen como un solo complejo debido a que el *M. gracilis minor* es apenas una delgada lámina de fibras musculares superficialmente adheridas a todo lo largo del *M. gracilis major*.

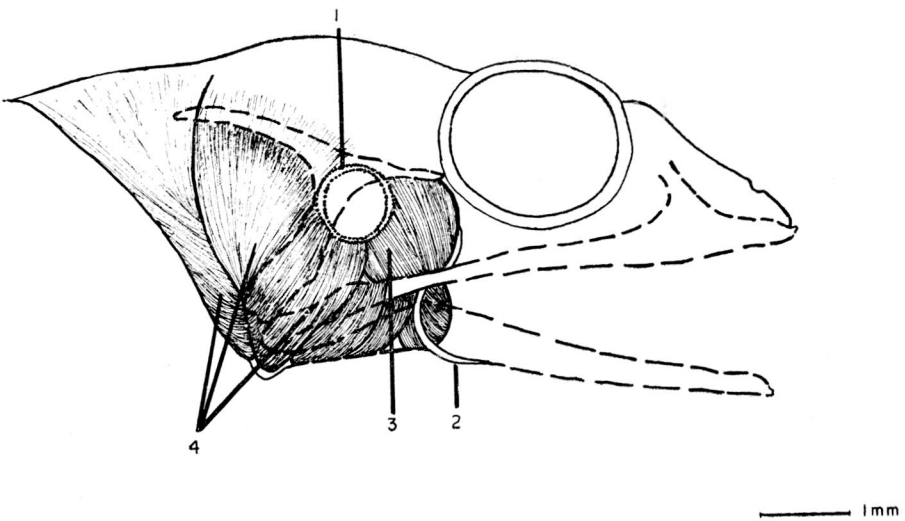

FIGURA 20. Musculatura mandibular:

1. *annulus tympanicus.*
2. *ramus mandibularis nervi trigemini.*
3. *M. adductor mandibulae subexternus.*
4. *M. depressor mandibulae.*

Seccionando y reflejando (fig. 26) los *Mm. sartorius, semitendinosus* y *graciles,* se observa el recorrido de los tendones distales, en el *M. semitendinosus* el tendón es delgado y largo y se fusiona con el corto tendón del *M. sartorius* para pasar en posición ventral al tendón común de los *Mm. graciles,* el cual es delgado, corto y se inserta por aponeurosis en la rodilla.

En aspecto dorsal superficial se sigue el recorrido del *M. cruralis,* en cuya parte media del borde anterior, mediante inserción aponeurótica, se inserta el *M. tensor fasciae latae,* el cual es una lámina delgada de fibras a manera de cinta que se origina en la mitad del borde ventral de *os ilium.* El *M. glutaeus magnus* se origina mediante un tendón único, pues carece de tendón accesorio.

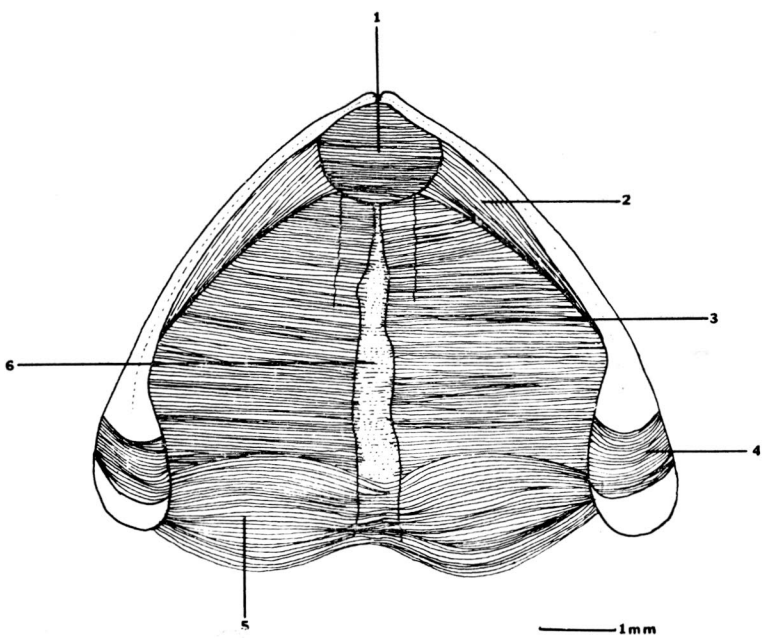

FIGURA 21. Aspecto superficial de la musculatura intermandibular:

1. *M. submentalis.*
2. Elementos posterolaterales del *M. intermandibularis.*
3. *M. intermandibularis.*
4. *M. adductor mandibularis subexternus.*
5. *M. interhyoideus.*
6. *Aponeurosis (= raphe) medialis.*

3.5. Notas esplacnológicas.

La lengua tiene contorno piriforme o espatulado, su margen es íntegro y sin escotaduras, la superficie es lisa; está unida por un *frenulum* medio ventral al piso de la boca, su borde anterior es libre.

A nivel de la faringe no existen pliegues transversales definidos.

El peritoneo visceral y parietal es translúcido con pequeñas puntuaciones dispersas pardas, visibles a simple vista, y los testículos están cubiertos por peritoneo negruzco. El sistema urogenital es completo y sin estructuras vestigiales, no muestra variación ostensible con respecto a la condición típica de los *Anura,* y no hay evidencia de órganos de Bidder. Los oviductos no son muy largos ni se presentan enrollados en el material examinado; los ovarios son translúcidos, sin lóbulos; los oocitos en desarrollo son blanco grisáceos, aquellos que se encuentran a término son de color amarillo crema.

3.6. Cariótipo.

Se analizaron los cariótipos de 6 ejemplares, 4 ♂ y 2 ♀, de los cuales se obtuvieron 31 células en metafase que permitieron comprobar la presencia de $2n = 20$ cromosomas (fig. 27). La síntesis de la información cuantitativa del cariótipo se considera en la tabla V, el agrupamiento por pares homólogos se ilustra en la figura 28. Los pares 1 y 2 son largos, metacéntricos; los pares 3, 4, 5, 6 son medianos, siendo el par 3 submetacéntrico, los pares 4, 5 subtelocéntricos y el par 6 metacéntricos; los pares 7, 8, 9, 10 son pequeños, metacéntricos. El par 9 presenta satélites.

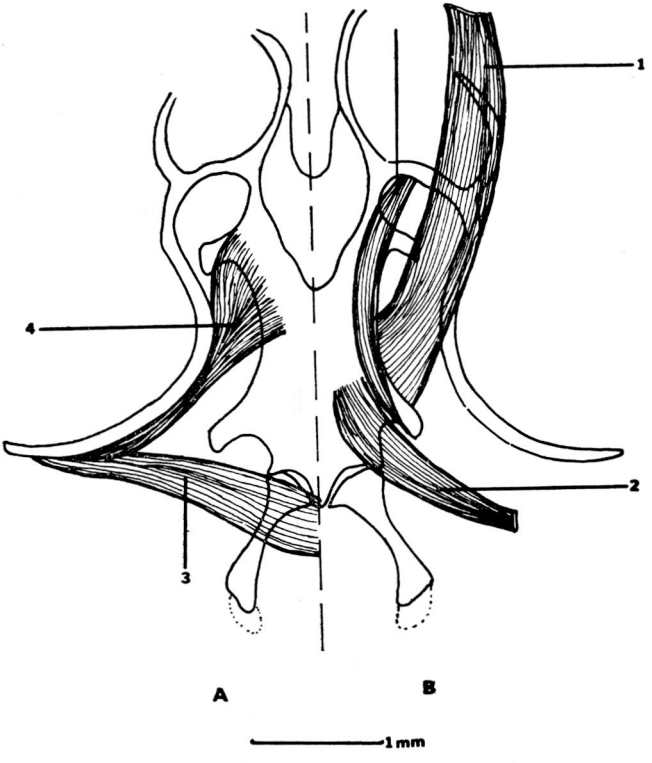

FIGURA 22. Musculatura del aparato hioidal:

A = Aspecto dorsal. B = Aspecto ventral.

1. *M. geniohyoideus lateralis.*
2. *M. omohyoideus.*
3. *M. petrohyoideus posterior.*
4. *M. petrohyoideus anterior.*
5. *M. sternohyoideus.*

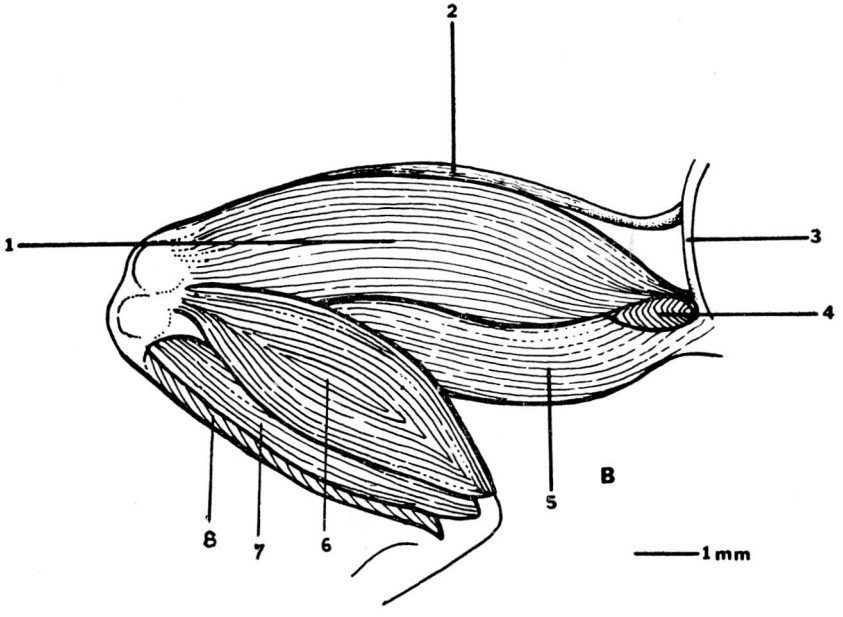

FIGURA 23. Musculatura de muslo y pierna (aspecto dorsal superficial):

1. *M. glutaeus magnus.*
1. *M. cruralis.*
2. *M. tensor fasciae latae.*
3. *os ilii.*
4. *M. pyriformis.*
5. *M. semimembranosus.*
6. *M. plantaris longus.*
7. *M. peroneus.*
8. *M. tibialis anticus longus.*

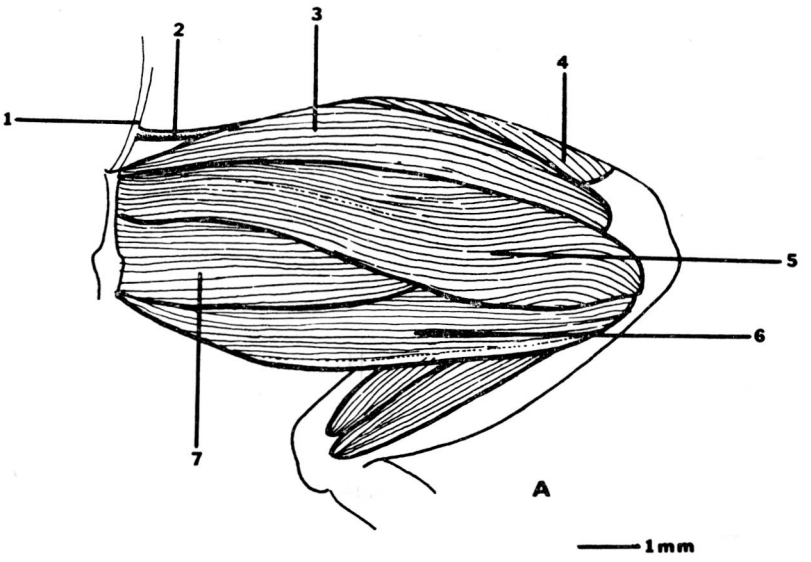

FIGURA 24. Musculatura del muslo (aspecto ventral superficial):

1. *os ilii.*
2. *M. tensor fasciae latae.*
3. *M. adductor longus.*
4. *M. cruralis.*
5. *M. sartorius.*
6. *Mm. graciles major + minor.*
7. *M. adductor magnus.*

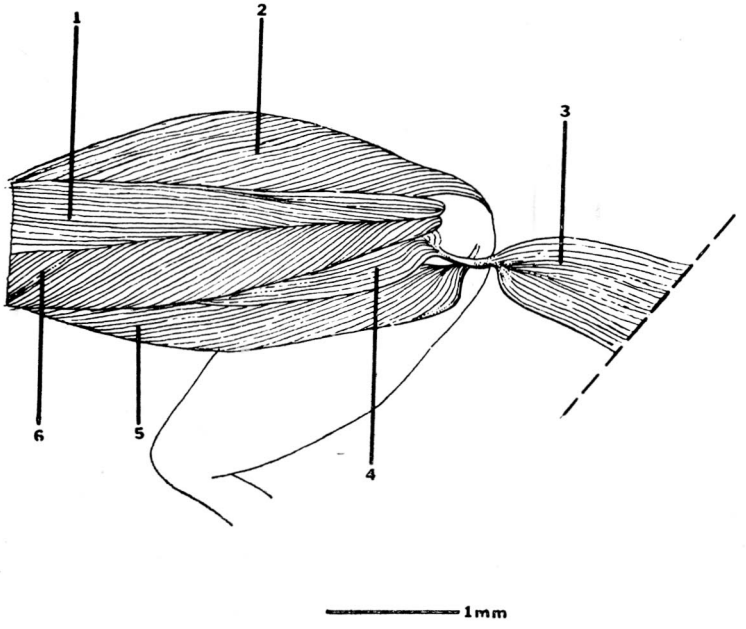

FIGURA 25. Musculatura del muslo en aspecto ventral superficial flejando el *M. sartorius:*

1. *M. pectineus.*
2. *M. adductor longus.*
3. *M. sartorius.*
4. *M. semitendinosus.*
5. *Mm. graciles major + minor.*
6. *M. adductor magnus.*

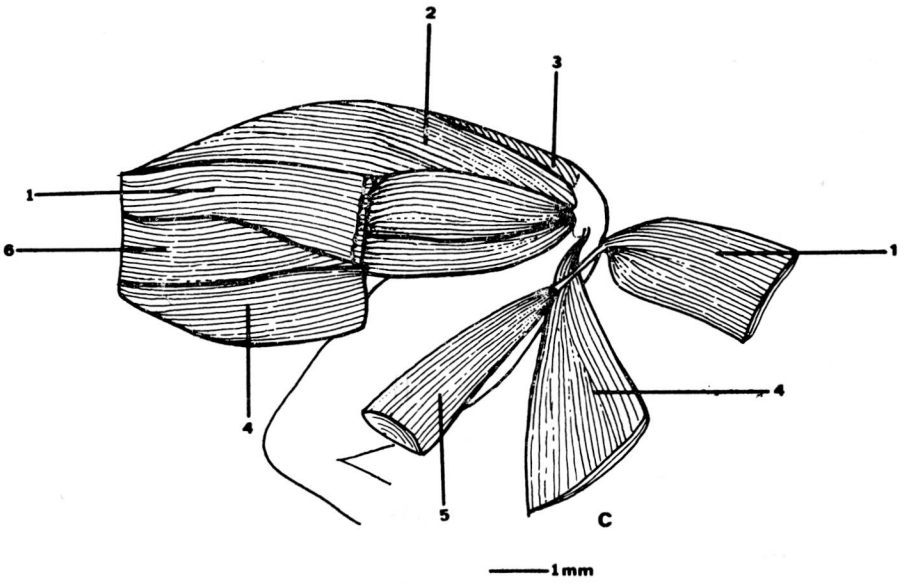

FIGURA 26. Musculatura del muslo en aspecto ventral; se detalla la inserción de los tendones de los *Mm. sartorius, semitendinosus*, con relación al de los *Mm. graciles*.

1. *M. sartorius.*
2. *M. adductor longus.*
3. *M. cruralis.*
4. *Mm. graciles.*
5. *M. semitendinosus.*
6. *M. adductor magnus.*

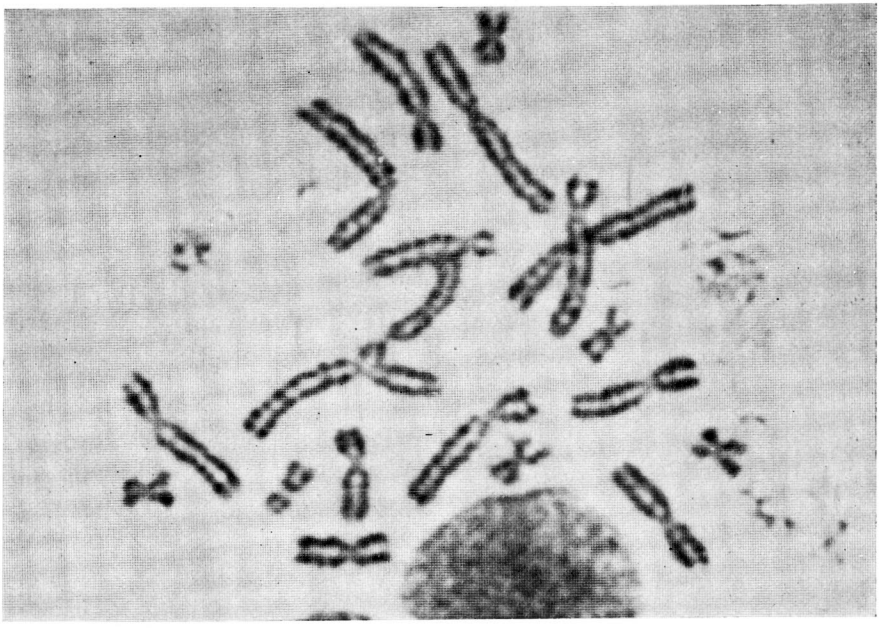

FIGURA 27. Cariótipo de *Geobatrachus walkeri*.

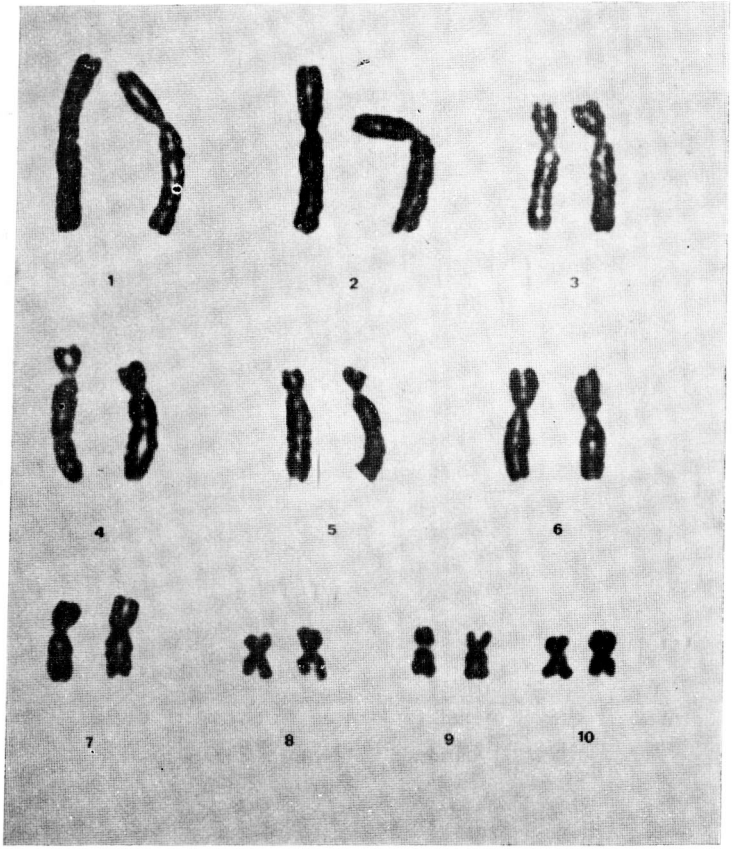

FIGURA 28. Organización por pares homólogos del cariótipo de *Geobatrachus walkeri*.

(Véase tabla explicativa).

TABLA V

Análisis cariológico en *Geobatrachus walkeri.* (2n = 20).

Par cromosómico No.	Longitud	Tamaño	Indice centromérico	Posición centromérica
1	84	Grande	1.65	m
2	80	Grande	1.62	m
3	62	Grande	2.36	sm
4	59	Mediano	3.41	st
5	54	Mediano	3.86	st
6	51	Mediano	1.61	m
7	37	Pequeño	1.52	m
8	24	Pequeño	1.26	m
9 (con satélites)	23	Pequeño	1.62	m
10	20	Pequeño	1.20	m

Valores comparativos para los análisis cariológicos:

Tamaño cromosómico	Longitudes	Indice centromérico	Posición centromérica
Grandes	de 60 a 85	1.0 - 1.7	m = medial
Medianos	de 40 a 60	1.7 - 3.0	sm = submedial
Pequeños	de 20 a 40	3.0 - 7.0	st = subterminal

4 — ASPECTOS REPRODUCTIVOS Y ECOLOGICOS

4.1. Reproducción.

En los períodos de recolección y observación en campo no fue posible encontrar ninguna pareja amplexante, y los intentos realizados en el laboratorio para inducir amplexus y posturas mediante hipofización fueron negativos. Hubo representación de hembras con huevos a término durante las sucesivas temporadas de trabajo, que se prolongaron de diciembre de 1975 a abril de 1977.

Las cuatro posturas estudiadas (véase una de ellas en la figura 29) fueron halladas en un área paraclimácica, bajo piedras, en terreno pedregoso, con cobertura de *Pennisetum clandestinum* (véase 4.2. - Ecología), el 8 de abril y el 20 de mayo de 1976.

Las posturas obtenidas fueron inequívocamente identificadas como pertenecientes a *Geobatrachus walkeri* por cuanto bajo las piedras en que se hallaron, cuando fue el caso encontrar algún anuro, pertenecieron exclusivamente a esta especie, y en ambos casos representados solamente por sendas hembras adultas, lo cual insinúa, por otra parte, cierta modalidad de cuidado parental. Además, los estadios embriogénicos más avanzados hallados en el campo y/o logrados manteniendo las posturas en condiciones controladas, al ser examinados bajo aumento, correspondieron claramente a *Geobatrachus (cf.,* fig. 30), conforme a caracteres tales como la carencia de *hallux* exteriormente discernible, tan propia de los adultos, descartándose, por tanto, que pudiesen ser asignables a otro anuro con desarrollo directo presente en el área de estudio como sería alguna especie de *Eleutherodactylus.*

Las posturas tienen aspecto de masas compactas, irregulares, cubiertas de una gruesa capa gelatinosa incolora, translúcida, formadas por 18 a 25 huevos, los cuales no se hallan unidos entre sí por cordones de gelatina. Los huevos son esféricos, muy homogéneos en cuanto a su tamaño (2.5 mm. de diámetro, comprendidas las cápsulas de gelatina, en huevos recién retirados del sitio de postura), de color crema amarillento, sin melanina visible, incluso bajo aumento. Cada huevo presenta una envoltura gelatinosa, incolora y translúcida, menos viscosa que la envoltura circundante que aglutina la postura.

Los estadios embrionarios hallados no permitieron precisar el tipo de división blastomérica. El estadio más temprano examinado presenta el surco neural (fig. 30, A), la siguiente etapa representada muestra tubo neural, vesículas cerebrales, manchas oculares, esbozos de miembros anteriores y cola (fig. 30, B), además la superficie dorsal del embrión presentaba color pardo obscuro debido a la presencia de melanocitos dispersos y no se observaron indicios de branquias ni de hendiduras branquiales.

FIGURA 29. Aspecto general de una postura de *Geobatrachus walkeri*. Coleccionada en abril 8 de 1976, bajo piedra. (Foto: Juan M. Renjifo).

FIGURA 30. Aspectos del desarrollo embrionario de *Geobatrachus walkeri* (véase texto).

Otra postura (mayo de 1976) mostraba embriones en estadio más avanzado, en el cual los globos oculares se hallan diferenciados, la cola más desarrollada y los miembros posteriores ya esbozados (fig. 30, C). Otros estadios más avanzados aparecen en la fig. 30 (D, E, F). En abril de 1976 se halló otra postura, en la cual los embriones presentaban los miembros anteriores completamente desarrollados, la pigmentación incrementada impartiendo una tonalidad pardo obscura bastante uniforme y la fisionomía corporal esencialmente similar a la del adulto, salvo la cola aún persistente, relativamente corta y muy deprimida, bastante irrigada y sin musculatura particularmente desarrollada, y la persistencia de un apreciable volumen de vitelo (fig. 30, G). Ciertamente, el estadio descrito corresponde a una etapa muy avanzada de la embriogénesis, próxima a la eclosión, aun cuando no se perciben indicios de un ovirruptor ("egg tooth").

Si bien, no se dispone de una serie representativa de todos los estadios embriogénicos, importa observar que en ninguno de los materiales examinados se observaron trazas de barbicelos, ni piezas bucales queratinizadas, como tampoco de branquias, ni de espiráculos. Hasta no disponer de una serie embriogénica completa de *Geobatrachus,* obtenida en condiciones controladas, la cual permita analizar con suficiente detalle la secuencia de la morfogénesis, resulta prematuro intentar ajustar los estadios aquí reseñados a terminologías adoptadas para designar los sucesivos estadios embrionarios de los Anuros.

4.2. Ecología.

4.2.1. *Descripción del área.* Conforme a la clasificación de la vegetación natural de Cuatrecasas (1958: 245, 248), el área se incorpora a la Selva subandina y Selva andina.

La vegetación natural del área corresponde a un bosque frecuentemente nublado (fig. 31) y nubes, con predominio de especies mesófilas, con follaje más o menos esclerificado con moderada abundancia de epífitas. Son elementos codominantes dentro de las asociaciones *Podocarpus montanus* (Willd) Loddiges, algunas Lauraceae no identificadas y *Ceroxylon schultzei* Burret, de los cuales *Podocarpus* alcanza portes del orden de 35-40 mts. de altura. Infortunadamente no se dispone de un inventario florístico ni de un análisis fitosociológico del área.

Dentro de esta área estudiada, hacia Cerro Quemado, aparece un efecto cacuminícola dentro de los remanentes de bosque, detectable a través de la reducción del porte arbóreo y a esta aparente tendencia (no cuantificada) en la reducción de superficies foliares de los elementos leñosos. No obstante existe en Santa Marta la tradición de que alrededor de 1910 el señor William Fly intentó establecer allí una finca dedicada a la cría de ganado bovino y se

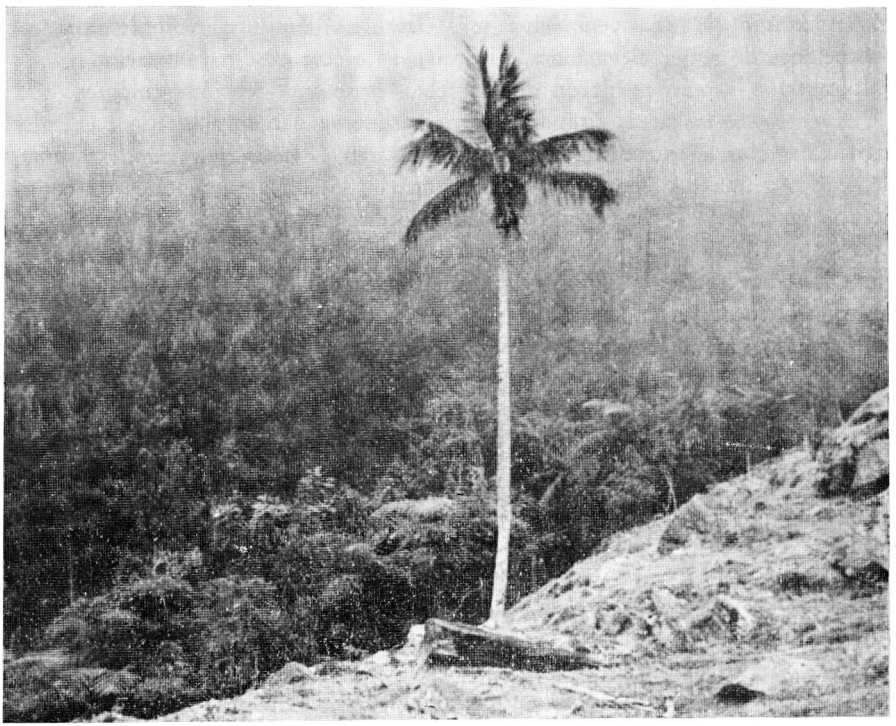

FIGURA 31. *Habitat de Geobatrachus walkeri.*

En bosque nublado, paraclimácico, de las montañas de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta, Magdalena, Colombia.
En primer término potrero de *Pennisetum clandestinum* con un individuo de *Ceroxylon schultzei*, en segundo término bosque nublado climácico y al fondo bosque paraclimácico (plantío de *Pinus* sp.).

practicó entonces la tala del bosque; para otros, gran parte de la destrucción del bosque obedeció a un incendio espontáneo que fue detectado desde Santa Marta, y de allí el nombre del lugar. La vegetación subserial muestra un claro predominio de una especie de Bromeliaceae terrestre *(Brocchinia sp.)*. Es probable que originalmente, debido a factores de exposición y profundidad del suelo efectivamente allí haya existido un efecto cacuminícola, mas, desde luego, resta por evaluar la influencia antropógena como control de la invasión o predominio de una vegetación más "xerófila", originalmente propia de condiciones de super elevaciones, es decir, un efecto de "paramización" o de "alpinización" como resultado de disturbios ante una tensión ecológica.

Dentro de las áreas circundantes al bosque se han implantado pastizales artificiales con la introducción del pasto kikuyo *(Pennisetum clandestinum)*, dedicados a una incipiente ganadería. Además, lotes experimentales de considerable extensión se han plantado con especies exóticas *(Pinus spp.* y *Cupressus sp.)*, cuyas agujas u hojas escuamiformes forman una cobertura de lenta descomposición y eliminan además por su sombrío el desarrollo de la sucesión natural y, por ende, del sotobosque que ante las condiciones climáticas, cabría esperar, presentan en conjunto un paisaje alóctono y ciertamente con merma de la posible productividad de la fauna terrestre.

La dinámica de la sucesión vegetal muestra el desarrollo de una vegetación arbustiva, subarbustiva, arbustiva con especies de los géneros *Befaria, Croton, Ilex, Monochaetum, Myrica, Monnina, Rubus, Saurauia* y *Tournefortia,* aparte de diversas especies herbáceas de Compositae, Gramineae y una especie rizomatosa del género *Gunnera.*

En cuanto a la fauna asociada de anuros se conoce: *Atelopus walkeri, Eleutherodactylus calcaratus, E. delicatus, E. sanctae-martae, E. carmelitae, E. cruentus, E. megalops.*

4.2.2. *Microhabitat.* Los biótopos donde se comprobó la presencia de *Geobatrachus* dentro del área estudiada correspondieron siempre a situaciones bajo piedras o troncos en las siguientes comunidades:

a. pastizal de kikuyo *(Pennisetum clandestinum* Hochrereutiner), carente de vegetación arbórea o arbustiva.

b. plantaciones de especies de *Cupressus* o de *Pinus,* con declives moderados o fuertes, sin desarrollo de sotobosque y piso cubierto de pasto kikuyo *(Pennisetum clandestinum)* o de follaje seco de *Pinus sp.*

c. fruticetos subseriales de mora *(Rubus glaucus* Bentham) en cercas y/o en la periferia del bosque climácico.

d. fruticetos subseriales con el piso cubierto de hojarasca.

e. bosque climácico.

La mayor frecuencia observada correspondió al segundo de dichos biótopos. Sin embargo, esta aparente mayor frecuencia puede reflejar, más que una mayor abundancia real o una preferencia marcada por este biótopo, la relativa dificultad de detectar su preferencia dentro del bosque climácico. Bajo las piedras, el substrato de los sitios en que se halló *Geobatrachus* estaba formado por humus en el caso de los fruticetos de *Rubus* y del bosque primario, con estolones de pasto kikuyo en las situaciones *a* y *b*, y los microambientes eran característicamente húmedos, excepción hecha de algunos casos dentro de las plantaciones de *Pinus*.

Todas las posturas halladas, lo fueron en la situación *b* (fig. 31-a), sobre estolones de kikuyo.

Los contenidos estomacales e intestinales constaron de larvas, ninfas o adultos de: Acaros, Coleoptera (familias Elateridae, Chrysomelidae, Curculionidae), Diplopoda, Diptera, Homoptera (familias Cicadellidae, Fulgoridae), Hymenoptera (familia Formicidae), Isoptera, Lepidoptera, Orthoptera (familias Tettigoniidae, Gryllidae).

Todos los ejemplares fueron coleccionados durante el día, bajo piedras o troncos. La actividad parece ser tanto diurna como nocturna, puesto que sus vocalizaciones se escuchan durante el día y particularmente en las primeras horas de la noche, y antes del amanecer. Su vocalización audible es un "silbido" que consta de tres notas breves, sin modulación, en rápida sucesión, de las cuales la última es ligeramente más prolongada, siendo las dos primeras aparentemente iguales.

La locomoción preferencialmente es una marcha rápida y sólo se les observó saltar cuando eran directamente estimulados; no trepan a la vegetación.

Posiblemente existe cierta tendencia hacia la territorialidad puesto que excepcionalmente se encontró más de uno (máximo dos individuos) bajo una misma piedra. Bajo una misma piedra no se halló más de una postura y en cada caso con una hembra adulta, lo cual insinúa la posibilidad de que exista cuidado parental.

De las especies de anfibios presentes en el área de estudio, solamente se encontró asociada a *Geobatrachus* en los biótopos *a*, *b*, *c*, a *Eleutherodactylus sp.*; en el biótopo *d*, a 1.750 m.s.n.m., se halló asociado a *Bolitoglossa savagei* BRAME *et.* WAKE. No se tiene información en cuanto a posibles depredadores de *Geobatrachus*. En intestinos examinados se encontraron Nematoda no identificados.

Carecen de un colorido aposemático y cuando se les descubre bajo piedras pueden permanecer inmóviles, con los miembros recogidos pero usualmente buscan ocultarse. No muestran alguna secreción especial, ni olor característico que denote su presencia o sirva como medio defensivo.

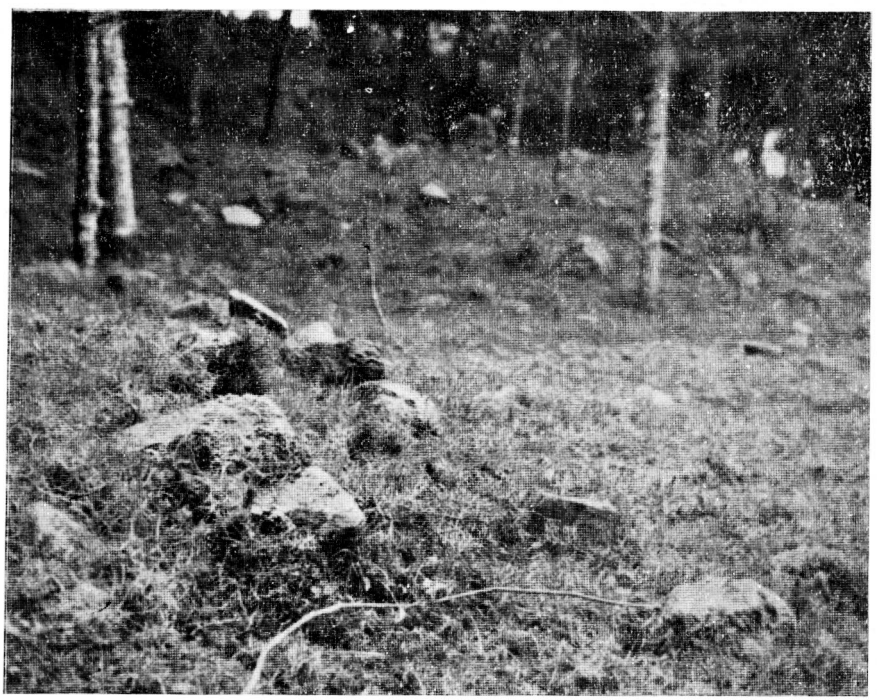

FIGURA 31-a. Paraclimax de *Pinus sp.*, en la Estación Forestal de San Lorenzo, 2.100-2.200 m.s.n.m., con cobertura de pasto kikuyo *(Pennisetum clandestinum* HOCHST.).

El colorido dorsal puede cumplir una función opcionalmente protectora. Puede ser más que coincidencia, el hecho de que la mayor parte de los individuos fueron capturados en las situaciones de tipo *b*, en donde el colorido 5B 3/0, "Grayish black", es el de mayor frecuencia (fig. 32) dentro del conjunto analizado, y que este color precisamente en dicha situación puede ofrecer mayor valor mimético que otras tonalidades.

No se detectó ningún indicio de que *Geobatrachus* sea realmente fosorial, si bien, en busca de protección penetra a intersticios o cavidades de suelo o entre la hojarasca o estolones de kikuyo, con mucha habilidad.

La elevada humedad del ambiente y la alta pluviosidad (apenas con un mes seco durante el año) son condiciones que, aparte de la humedad que prevalece usualmente en los biótopos que ocupan y donde depositan sus posturas, sugieren la posibilidad de que las poblaciones de esta especie no tengan período reproductivo estacional. Con todo, las posturas halladas lo fueron en los meses de abril y mayo de 1976, e individuos juveniles postmetamórficos fueron notablemente escasos durante el mes de diciembre de 1975 y particularmente frecuentes en junio de 1976.

5 — DISCUSION Y CONCLUSIONES

Como se planteó previamente, la coloración dorsal de *Geobatrachus* es muy variable. El colorido de fondo, del cual se reconocieron seis estadios (A_1 - A_6), muestra una gradación desde tonalidades pardo amarillentas a negruzcas, lo cual sugiere que si el control de esta característica es mediante alelos, no habría una segregación mendeliana nítida o el control es multifactorial. Si se agrupan las frecuencias para las variantes, se tiene $A_1 + A_2 = 22.89\%$, $A_3 + A_4 = 54.21\%$ y $A_5 + A_6 = 22.89\%$, proporciones éstas que no difieren significativamente de la proporción mendeliana 25:50:25%.

La superficie dorsal del muslo presenta barras obscuras en todos los ejemplares examinados, diseño compartido por muchos anuros de las superfamilias Bufonoidea y Ranoidea, lo cual pudiera deberse a genes homólogos o a eventual convergencia, caso tan corriente dentro de los anuros.

La presencia de una lista mediodorsal blanca en *Geobatrachus*, sólo se opera con sendas prolongaciones femorales. Dicha lista, que llega al menos hasta el extremo distal del urostilo, es una condición reiterativa que quizás representa un carácter ancestral dentro de los anuros, y verosímilmente es la expresión de un control alélico simple (*cf.* Goin & Goin, 1962-a: 175). La presencia de dicha lista en la serie examinada apenas ascendió al 18.07% de los casos, sin que se detectasen condiciones intermedias, lo cual refuerza la opinión de Goin & Goin (*l. c.*). Su baja frecuencia sugiere *a priori* que la

presencia de la línea blanca corresponde a un alelo recesivo o, en caso contrario, la frecuencia del alelo dominante sería muy baja debida a un factor selectivo. Si se asume que las variantes C_2, D_2 y E_2 son controladas por alelos, éstos igualmente podrían ser recesivos, pero un mecanismo más complejo puede hallarse implicado o pueden operar mecanismos selectivos diferentes para cada alelo. El análisis de las variantes fenotípicas sugiere que el control genético de la coloración dorsal no se ciñe a un dimorfismo sexual secundario, sino que obedece a un conjunto de factores genéticos que operan con notable independencia entre sí.

Por otra parte, los valores correspondientes a los coeficientes de variación de las dimensiones porcentuales (véase tabla IV) resultan muy elevados tratándose de anuros, y de una muestra procedente de un área tan restringida, tanto más que esta variabilidad no muestra indicios de ser atribuible a cambios ontogénicos. El limitado areal conduciría a suponer que *Geobatrachus walkeri* fuese una especie genéticamente muy homogénea, coincidente con el concepto

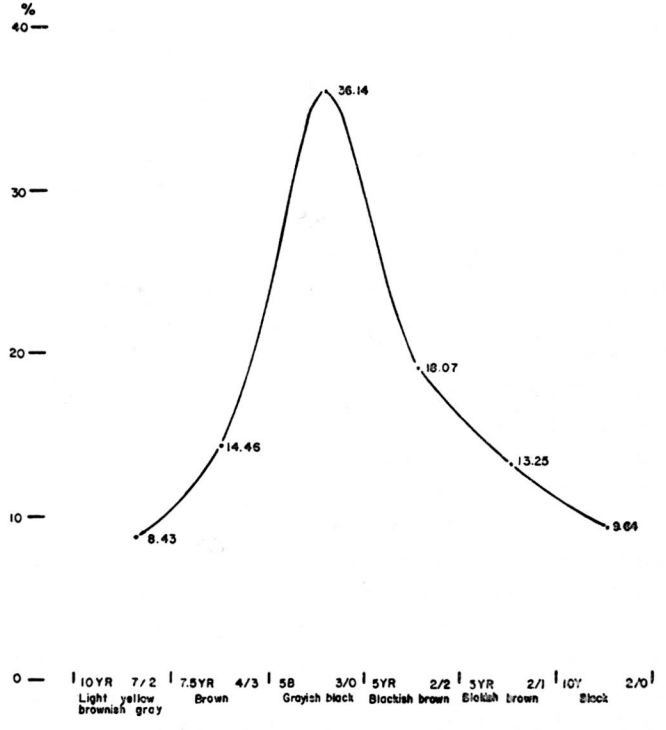

FIGURA 32. Frecuencia de los patrones del colorido dorsal de fondo en *Geobatrachus walkeri*, en una muestra de 83 ejemplares.

de *homogeneon* (*cf.* CAMP, 1943: 334), por lo cual resulta sorpresiva la amplia gama de variabilidad cromática, morfométrica, y en cuanto al relieve del tegumento presentes en el material estudiado. Lo expuesto indica que existe una relativa laxitud en cuanto al control selectivo de tales características. Una drástica selección cromática escasamente contribuiría desde el punto de vista adaptativo a la supervivencia de la especie, dados sus hábitos crípticos y semifosoriales que, por otra parte, no dan lugar a la recepción de estímulos lumínicos que indujesen a cambios fisiológicos de utilidad mimética.

Dicha laxitud selectiva implica que la competitividad y los efectos de predación ejercidas por otras especies son comparativamente bajos, y brindaría mayores oportunidades para la ocupación de un nicho ecológico relativamente amplio. Este último corolario es confirmado al menos en parte por la adaptabilidad de la especie a biótopos degradados o paraclimácicos, muy contrastantes con la selva climácica que constituye el habitat primario de la especie.

WALKER (1974: 6) ha señalado una aparente correlación dentro de la diversificación de los anuros, entre la reducción de la talla corporal y el número o el desarrollo y funcionabilidad de los dedos, citando entre otros ejemplos a *Geobatrachus*. Todos los ejemplos mencionados coinciden ciertamente en la reducción de la talla corporal, y en presentar un habitat terrestre o mejor, humícola y aun cuando puedan aportar cierto fundamento a la opinión sustentada por WALKER, quizás no sea tan válida la generalización propuesta. Así, por ejemplo, especies tan esencialmente humícolas como *Dendrophryniscus minutus* MELIN 1941, no muestran reducción significativa en cuanto al desarrollo de los dedos, si bien pudiera especularse en el sentido de que al no requerirse cierto grado de efectividad locomotriz acuática o trepadora, la reducción del desarrollo y funcionalidad de los dedos pudiera operarse al azar o por alguna presión selectiva. Tampoco necesariamente este tipo de reducción se correlaciona significativamente con hábitos fosoriales o semifosoriales, por lo cual la correcta interpretación efarmónica de la reducción del primer dedo pedial en *Geobatrachus* no puede plantearse aún con suficientes bases.

El desarrollo de verrucosidad en la piel, aun cuando bastante variable individualmente, permite suponer cierta tendencia adaptativa hacia condiciones xéricas. No obstante los microhabitats que ocupa la especie y las condiciones del macroclima corresponden a humedad elevada, si bien en algunos años el balance hídrico pueda mostrar períodos breves de sequía.

DUELLMAN (1975: 10) interpretó a *Geobatrachus* como un género con adaptaciones fosoriales, entre los cuales pudiese eventualmente caber como una adaptación aún incierta en cuanto a su significado, la reducción del dedo pedial I. Es interesante reparar en que aun cuando los *ossa nasalia* están bastante desarrollados, ni siquiera contactan con los frontoparietales, tampoco

existe refuerzo esquelético del rostro, por lo que respecta al desarrollo del complejo esfenoetmoidal, en cuanto a su longitud, su osificación o calcificación, como tampoco presencia de elementos dérmicos osificados accesorios (*cf.* TRUEB, 1973: 75), ni la elongación o tendencia hacia particular robustez del *rostrum*. Ello implica que si bien *Geobatrachus* puede ser un género con alguna aptitud fosorial como lo sugieren sus hábitos crípticos, tampoco es un género particularmente especializado en tal sentido.

Algunos géneros de anfibios neotropicales que ocupan hábitos montanos han perdido tanto el tímpano como la *columella* y las hendiduras vocales, lo cual no es el caso en *Geobatrachus,* si bien el tímpano está protegido por integumento y no se ha operado sensible reducción en el aparato auditivo.

Aun cuando no existe fusión intervertebral, excepción hecha de los componentes del urostilo, y las proporciones de los miembros no evidencian por sí mismas una reducción de la capacidad saltatorial como medio de locomoción, dentro de su comportamiento existe una marcada tendencia hacia la marcha ágil relativamente rápida por oposición al salto como mecanismo de huida ante estímulos disturbantes, lo cual podría ser interpretado en términos de un ajuste adaptativo o bien en términos de una actividad fisiológica un tanto más lenta en cuanto a consumo de energía coligada con temperaturas ambientales no muy elevadas.

En cuanto al peritoneo parietal y visceral, son de color pardo obscuro, lo cual implica presencia de melanóforos que pudiesen tener cierto valor adaptativo como protección ante el incremento de la radiación ultravioleta correlativo con habitats montanos. El peritoneo que envuelve los testículos es negro y semitranslúcido, mientras que el envolvente de los ovarios es translúcido y depigmentado, y los huevos carecen de melanina.

Como podría esperarse, la dieta alimenticia corresponde a pequeños artrópodos y no muestra en su composición ningún carácter digno de ser relievado de momento.

Como ocurre en la generalidad de los anuros, los machos de *Geobatrachus walkeri* son en promedios y límites máximos de variabilidad significativamente menores que las hembras. No existe ninguna diferencia significativa en cuanto a proporciones porcentuales con respecto a la LRC dentro de los 84 ejemplares analizados, si bien la máxima anchura cefálica podría, disponiendo de series mayores, denotar que a nivel estadísticamente significativo exista una tendencia a mayores anchuras relativas en las hembras.

Aún no existe un consenso establecido en lo pertinente al valor funcional adaptativo de la firmisternia, condición que podría eventualmente estar relacionada con un tipo de locomoción altamente ambulatoria *vs.* saltatorial. *Geobatrachus,* como se indica más adelante, representa un estado extremo dentro de los Eleutherodactylinae por presentar perfecta firmisternia, la cual,

dentro del grupo, muestra un anticipo parcial, aunque bastante avanzado, en el caso de *Phrynopus peruvianus (cf.* LYNCH, 1975: 36), que denota una adaptación extrema o terminal adquirida independientemente por *Geobatrachus.* Por otra parte, la reducción de la clavícula, que alcanza límites extremos dentro de los Microhylidae, *Geobatrachus* exhibe un paralelismo al parecer correlativo con hábitos crípticos comunes.

Los habitats montanos plantean limitaciones para la reproducción de los anuros, debido a la escasez de masas de agua apropiadas o a que éstas sean torrentosas. Ante estos factores adversos, algunas especies desovan en los depósitos de agua que se acumulan entre las axilas foliares de Bromeliaceae epífitas (vgr., algunas especies de *Eleutherodactylus* y de *Hyla),* y otras presentan larvas provistas de discos suctoriales (vgr., *Atelopus)* como adaptación a corrientes rápidas. Sin embargo, en áreas montañosas neotropicales existen otros mecanismos adaptativos. Así en los Grypiscinae *(sensun* HEYER, 1975, incluyendo los Cycloramphinae *sensu* LYNCH, 1971) han adquirido un nivel adaptativo caracterizado porque las larvas cumplen su desarrollo dentro del mantillo o capote, a expensas de un mayor contenido de vitelo (A. LUTZ, 1929; B. LUTZ, 1944). En algunas especies de *Gastrotheca* la totalidad del desarrollo embrionario tiene lugar dentro del saco dorsal de la hembra, y en *Cryptobatrachus* se cumple adherida la masa de postura al dorso de la hembra (RUIZ & HERNÁNDEZ, en preparación). Finalmente, en varios géneros como *Eleutherodactylus* (véase NOBLE, 1931: 70, etc.) el desarrollo es directo, tal como ocurre en *Geobatrachus,* en donde el diámetro de los huevos equivale al 11.1% de la máxima LRC registrada para las hembras.

Como GOIN & GOIN (1962-b) lo indican, los géneros de anuros más exitosos en cuanto a la ecesis o "colonización" de montañas, son aquellos que han adquirido desarrollo directo y cuyos huevos presentan gran contenido de vitelo, posturas con número reducido de huevos y desprovistos de melanina. SALTHE & DUELLMAN (1973: 241, 242-243) han analizado, por su parte, las adaptaciones reproductivas de los anuros, hallando que existe una relación que puede resumirse así: a mayor tamaño de los huevos (y por ende, mayor contenido en vitelo) éstos son menos numerosos por postura, y, por tanto, se reduce el número de crías, con un mecanismo de compensación ostensible a través de un mayor cuidado parental y del hecho de no tener períodos fijos de cría.

La adaptación extrema que bajo estos aspectos comparten *Eleutherodactylus* y *Geobatrachus,* insinúa la posibilidad de que, como se plantea más adelante, el antecesor de los Eleutherodactylini hubiese adquirido esta característica.

La aplicación del artículo 36 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, obliga a ciertos cambios en la nomenclatura de las familias de anuros, algunos de los cuales (vgr., el uso preferencial de Leiopelmatidae en

lugar de Ascaphidae) fueron incluidos por DUELLMAN (1975: 4-5) en su clasificación revisada de los Anuros. Sin embargo, en el curso de este trabajo se han hallado los siguientes cambios:

Elosiidae A. MIRANDA-RIBEIRO, 1926 (= Elosiinae NOBLE, 1931: 504. LYNCH, 1971: 163) = Hylodinae GÜNTHER, 1859 ("Hylodidae"). Generótipo *Hylodes* FITZINGER, 1843 (non *Hylodes* FITZINGER, 1826, = *Eleutherodactylus* A. DUMÉRIL *et* BIBRON, 1841).

El nombre Hylodinae acreditado a GÜNTHER (1859) tiene prioridad igualmente sobre Alsodini MIVART, 1869 (= "Alsodina"), y Grypiscini MIVART, 1869 (= "Grypiscina"), en caso de involucrar todos estos tres grupos dentro de una misma subfamilia como lo sugerirían las conclusiones de HEYER (1975). Sin embargo, el hecho de que el concepto genérico típico de "Hylodidae" corresponde realmente a *Eleutherodactylus* y no al de otro género de distinta subfamilia, aconseja, para evitar confusiones, no utilizar el uso del nombre propuesto por GÜNTHER.

Dendrobatidae COPE, 1865, = Phyllobatidae FITZINGER, 1843 ("Phyllobatae"). De conformidad con los principios que han inspirado el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, el nombre *Phyllobatae,* enmendado como Phyllobatidae, habría de ser el nombre válido más antiguo para ser aplicado a la categoría supragenérica que incluya tanto los géneros *Dendrobates* como *Phyllobates.*

Verosímilmente la estricta aplicación del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica revela, mediante escrutinio de la literatura pertinente, la necesidad de cambiar el nombre de la familia Microhylidae PARKER, 1934 (vgr. Engystomidae o Brevicipedidae), punto que no podemos dilucidar por ahora por carecer del suficiente material bibliográfico. Un caso similar ocurre con el nombre Racophoridae PARKER, 1943, *vs.* Polypedatidae.

En primer término, antes de evaluar la significación sistemática de los resultados obtenidos, es menester destacar dos inexatitudes consignadas en la literatura, concernientes al género *Geobatrachus.* En primer término, RUTHVEN (1915: 2) en su caracterización original del género afirma que faltan por completo los dientes maxilares y premaxilares comprobada en la totalidad de la serie estudiada; y con lo expresado por DUELLMAN (1975: 10): se trata de la disposición del tendón distal del *M. semitendinosus* que en este género tiene un recorrido ventral al *M. gracilis major* (véase figura 26), en contra de lo indicado por DUELLMAN (1975: 10), "tendon of *M. semitendinosus* inserting dorsal to *M. gracilis*". Esta aclaración reviste grande importancia puesto que dentro del suborden Neobatrachia existen tres disposiciones para el recorrido de este tendón: a) la que se considera primitiva (LYNCH, 1973: 154), o sea la representada en la superfamilia Bufonoidea así como en *Geobatrachus;* b) una condición intermedia, en la cual el tendón es perforante (pasa entre

los *Mm. gracilis major* y *minor)*, que existe en algunos géneros de Myobatrachinae, algunas especies del género *Physalaemus* (familia Leptodactylidae, subfamilia Leptodactylinae), en el género *Crossodactylus* (subfamilia Elosiinae *sensu* LYNCH, 1971 = subfamilia Grypiscinae *sensu* HEYER, 1975, familia Leptodactylidae) y caracteriza la familia Dendrobatidae (= Phyllobatidae), y c) la condición en la cual el tendón tiene un recorrido dorsal al *M. gracilis minor*, la cual caracteriza las superfamilias Ranoidea y Microhyloidea *(cf.* LYNCH, 1973: 165); DUELLMAN (1975: 8).

La equivocada interpretación de las relaciones de dicho tendón, así como el aspecto externo y la reducción de las clavículas, probablemente sirvieron de fundamento para suponer que *Geobatrachus* pertenezca a la familia Microhylidae, como LYNCH (1971: 59) planteó "... is apparently a microhylid genus", con base en la información suministrada por el Dr. CHARLES F. WALKER, y posteriormente el mismo autor (LYNCH, 1973: 178) insinuó "... may be a procelous microhylid".

La condición *c*, atribuida erróneamente a *Geobatrachus*, tiene, pues, particular significación dentro del problema que nos ocupa, pues es derivada y separa los Ranoidea y Microhyloidea de los Bufonoidea (caracterizados por la condición *a*, con algunas excepciones representativas de la condición *c)*. Como a todas luces parece improbable o menos verosímil que la condición *a* haya aparecido derivada secundariamente de la condición *c* en el caso de *Geobatrachus*, este carácter es considerado diagnóstico de los Bufonoidea, lo cual excluye la posible asignación de *Geobatrachus* a los Ranoidea o a los Microhyloidea.

Omitiendo la citada característica, así como detalles larvarios (inaplicables en *Geobatrachus)*, la diagnosis dada por DUELLMAN (1975: 8) para los Ranoidea no excluye a *Geobatrachus*.

La presencia de una cintura escapular firmisternal, característica que también comparten algunos Bufonoidea, así como la ausencia del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus* (LYNCH, 1973: 177) en muchos géneros de Ranidae *sensu* LYNCH, 1973 (= Ranidae, Polypedatidae e Hyperoliidae), lo cual es característica hasta ahora no señalada en otro grupo de anuros, refuerzan esta aparente similitud de *Geobatrachus* con los Ranoidea. No obstante este grupo en América apenas está representado por el género *Rana* (familia Ranidae), cuyo origen es asiático (LAURENT, 1951), y cuyo arribo a América del Sur (donde está representado por *Rana palmipes* SPIX) ocurrió durante el Plioceno-Holoceno (véase SAVAGE, 1973: 434, 440). Por esta razón, y dado que los Ranoidea son un grupo primariamente confinado al Antiguo Mundo, las comparaciones preferencialmente deben reducirse a la familia Ranidae.

Ninguno de los caracteres aplicables, es decir, excluidos los larvarios, que LYNCH (1973: 175-177) consigna para los Ranidae, muestran diferencias con *Geobathachus*.

Geobatrachus difiere, por otra parte, de los Ranidae *(sensu stricto)* [1] por los siguientes caracteres:

13) metasternón no constituido por un estilete óseo *(cf.* LIEM, 1970: 58; LYNCH, 1973: 176).

18) *ossa tarsalia 2, 3, 4,* fusionados entre sí, *vs.* el *os tarsale 2,* no fusionado al menos en *Analops, Hilarana, Platymantis* y *Rana (cf.* LIEM, 1970: 58, 61).

Además, los hábitos de Ranidae son acuáticos o semiacuáticos, la postura de los huevos se realiza en el agua y las larvas son acuáticas, pero desarrollo directo se conoce en algunos Cacosterninae y Raninae (LYNCH, 1973: 176).

Aparte de los caracteres esqueléticos distintivos ya citados, si se toman en cuenta las afinidades geográficas y filogenéticas que *Geobatrachus* muestra con otros grupos, los Ranoidea pueden ser excluidos de toda consideración adicional.

De los Microhyloidea, que comprenden únicamente la familia Microhylidae, *Geobatrachus* se aparta por la disposición del tendón del *M. semitendinosus* (carácter No. 34), y además por los siguientes caracteres:

6) diapófisis sacras no dilatadas;

22) falta de reducción de los elementos craneales;

32) ausencia del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus.*

Además, *Geobatrachus* carece de crestas transversales dérmicas en el paladar, carácter señalado para los Microhylidae. De las subfamilias que incluyen los Microhylidae, a la más primitiva de éstas, los Microhylinae se han asignado los géneros americanos. SAVAGE (1973: 355) pone en duda la naturalidad de este grupo, insinuando que las similitudes entre los géneros asiáticos (Sur-Este de Asia, desde India y Sri Lanka hasta las islas Riu Kiu, Filipinas e Indonesia al W. de la línea de Wallace) y los americanos (desde Estados Unidos hasta el N. de Argentina) son el resultado de especializaciones para-

[1] Equivalentes a los Ranidae de diversos autores, con exclusión de las familias Polypedatidae e Hyperoliidae —véase LIEM 1970, SAVAGE 1973, DUELLMAN 1975—, los Astylosterninae (incorporados a los Hyperoliidae por SAVAGE, 1973: 354, 356) y los Arthroleptinae y Hemisinae, que en opinión de SAVAGE (1973: 354, 355), quizás muestra más afinidad con los Sooglossidae que con los Ranidae. En aplicación del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, el nombre Polypedatidae acreditado a GÜNTHER 1858, tiene prioridad sobre Rhacophoridae HOFFMAN 1932 o PARKER 1934, nombre éste que ha sido preferencialmente utilizado en la literatura reciente (vgr. LIEM, 1970; DUELLMAN, 1975).

lelas ocurridas en dos fíladas diferentes, e incluye dentro del grupo asiático a los Melanobatrachinae.

Adicionalmente *Geobatrachus* difiere de los Microhylinae por:

12) presencia *vs.* ausencia de omosternón;

21) presencia *vs.* ausencia de dientes maxilares y premaxilares;

66) falanges terminales en forma de T (carácter compartido solamente con *Arcovomer).*

Interesa señalar que *Geobatrachus* se aproxima al género monotípico *Syncope* WALKER (1973), de la subfamilia Microhylinae, recientemente descrito de la Amazonia Ecuatoriana, por cuanto el primer dedo pedial no se evidencia exteriormente, pero difieren de *Syncope* por los caracteres comunes de la familia y subfamilia, además la presencia de palatinos diferenciados, la falta de prevómeres posteriores y la presencia de 8 *vs.* 7 presacras, etc. WALKER (1973: 5), ha señalado la semejanza entre *Geobatrachus* y *Syncope* en lo referente a la reducción del primer dedo pedial, reducción ésta que atribuye a un fenómeno de pedomorfismo asociado con una reducción de la talla corporal.

Finalmente, otra diferencia entre *Geobatrachus* y los Microhylidae que presentan desarrollo directo, consiste en que estos últimos presentan los huevos usualmente al menos provistos de conexiones gelatinosas que los unen entre sí o los fijan a algún soporte (PARKER, 1934: 7).

Queda así por considerar la superfamilia Bufonoidea, en la cual se incluyen las restantes familias del suborden Neobatrachia. Para esta superfamilia se cuenta con dos caracterizaciones planteadas por LYNCH (1971: 20) y DUELLMAN (1957: 7), de las cuales no difiere *Geobatrachus,* si bien este grupo se apartaría por la falta del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus,* carácter éste común con Centrolenidae y algunos Ranoidea, aun cuando la información concerniente a éste es escasa (LYNCH, 1973: 153). Por tanto, la significación atribuible a esta diferencia debe estar sujeta a reservas. Por otro lado, la ausencia de dicho tendón en los Archeobatrachia (Leiopelmatidae *sin.:* Ascaphidae, Rhinophrynidae y en los géneros *Alytes* y *Discoglossus)* sugiere que ésta sea la condición primitiva, tal como LYNCH (1973: 153) la interpretó, pero la supresión de dicho tendón en *Geobatrachus* y Centrolenidae sea debida a una pérdida o reducción secundaria y no a la retención de una condición primitiva.

Geobatrachus difiere colectivamente de las familias Centrolenidae, Hylidae y Pseudidae por:

11) cintura pectoral no arciferal, y por la ausencia de elementos interfalangeales óseos o cartilaginosos.

Lo anterior deja cinco familias representadas en la región Neotropical para ser consideradas: Leptodactylidae (excluyendo Myobatrachidae y Heliophrynidae; incluyendo Ceratophrydae); Bufonidae (incl. Atelopodidae); Brachycephalidae, Dendrobatidae (= Phyllobatidae) y Rhinodermatidae.

Aparte de la carencia de órganos de Bidder (carácter 37), *Geobatrachus* se aparta de los Bufonidae por los siguientes caracteres:

5) cótilos del atlas ampliamente separados entre sí, *vs.*, yuxtapuestos;
14) reducción de la clavícula;
21) presencia de dientes en maxila y premaxila;
22) *columella auris,* palatinos y cuadradojugales presentes, *vs.*, ausentes;
32) ausencia del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus;*
41) ausencia de complejos glandulares parotoides.

En cuanto a los Brachycephalidae difieren ampliametne de *Geobatrachus* por la cintura pectoral, que si bien es igualmente firmisternal, pero los precoracoides son plenamente osificados y el esternón falta (el omosternón es cartilaginoso pero vestigial en *Psyllophryne* y falta en *Brachycephalus cf.* IZECKSOHN 1971: figs. 8, 12), lo cual también separa esta familia de los Leptodactylidae; y al menos en *Brachycephalus* el cráneo presenta una gran reducción de sus elementos, el astrágalo y calcáneo se hallan fusionados y persisten 3 *ossa tarsalia.* El conjunto de los restantes caracteres de esta familia cabe dentro de la amplitud de los caracteres asignados a la familia Leptodactylidae, demostrando una mayor afinidad con ésta, inclusive por la ausencia de órganos de Bidder. No se estimó conveniente presentar una comparación más detallada con *Geobatrachus,* dadas las amplias diferencias que el género muestra con los Brachycephalidae.

El único género de los Rhinodermatidae *(Rhinoderma)* difiere del conjunto de los Leptodactylidae por los siguientes caracteres:

2) atlas fusionado a la segunda vértebra presacra *vs.*, sin dicha fusión;
18) presencia de 3 *vs.*, 2 *ossa tarsalia;*
26) desarrollo de las larvas dentro del saco vocal del macho.

Dado el amplio margen de variabilidad intrafamiliar que muestran los Leptodactylidae, y la falta de otros caracteres diagnósticos que permiten separar los Rhinodermatidae, ratifican la opinión de LYNCH (1971: 70) en cuanto a que la inclusión de *Rhinoderma* dentro de los Leptodactylidae no expandería mucho la definición de esta familia. Por tanto, *Rhinoderma* bien puede ser referido a los Leptodactylidae, más que reconocerlo como familia diferente, pero la combinación de caracteres que presente, ciertamente justifica el reconocimiento de la subfamilia Rhinodermatinae.

En efecto, la comparación a nivel de los 68 caracteres utilizados entre las tribus de Telmatobiinae y los Leptodactylinae por una parte, y *Rhinoderma* (véanse tablas V', VI, VII) revela que este último género tiene una mayor afinidad con los Leptodactylinae, puesto que apenas difiere por 7 caracteres (*vs.*, 10 a 19 con relación a las tribus de Telmatobiinae). De estos caracteres el No. 26 es peculiar adaptación reproductiva que, sin embargo, no llega al extremo del desarrollo directo propio de *Adenomera* y quizás de algunos otros Leptodactylinae cuya reproducción es desconocida. La fusión del atlas con la segunda vértebra presacra (carácter 2), que resultaría única en *Rhinoderma* por comparación con los elementos de la familia Leptodactylidae, no es un carácter al cual pueda adjudicarse mayor trascendencia puesto que en otros géneros de Anura existe variabilidad interespecífica al respecto (*vgr.*, *Atelopus*, RUIZ-C. & HERNÁNDEZ-C., 1978: 192) y dentro de los *Dendrobatinae* (= Phyllobatinae) se observa variabilidad intragenérica e intraespecífica en cuanto a la tendencia a fusión de vértebras presacras (SILVERSTONE, 1975: 5). También en cuanto a la condición del tímpano (oculto o visible) existe análogo tipo de variación en diversos géneros de anuros, si bien en todos los Leptodactylidae parece ser visible exteriormente. La presencia de tubérculo metatarsal externo es también un carácter que puede variar intragenéricamente (*vgr.*, *Eupsophus cf.* LYNCH, 1972: 4, y *Phrynopus*, género en el cual es constante, excepción hecha de *Phrynopus colombianus cf.* LYNCH, 1975: 41). Mayor importancia cabría atribuir a los caracteres 5, 6 y 18, la presencia de tres tarsales, carácter ciertamente primitivo que puede en el caso de *Rhinoderma* representar la retención de una condición primitiva a diferencia del conjunto de los Leptodactylidae, donde por fusión el número de estos huesos es reducido a dos (*cf.* LYNCH, 1973: 172), pero no puede excluirse la posibilidad de que al igual que la ausencia del tubérculo metatarsal externo en verdad corresponda a una reducción secundaria, resultado de un proceso pedomórfico. El carácter 5, o sea la magnitud de la distancia entre los cótilos del atlas, que en *Rhinoderma* muestran yuxtaposición, contrasta con la condición hallada en los Leptodactylinae y representa una etapa primitiva, pero la magnitud de esta diferencia se atenúa si se repara en que en el género *Limnomedusa* los cótilos no se hallan ampliamente separados entre sí (*cf.* LYNCH, 1971: 176). Quizás, después de todo, la diferencia más significativa entre *Rhinoderma* y los Leptodactylinae sea la condición dilatada de las diapófisis sacras, considerado como una condición primitiva (vgr., por LYNCH, 1973: 144; PARKER 1934 y TIHEN 1965), compartida por los Ceratophrynae (*sensu* HEYER 1975) y los Batrachylini (= Alsodini) y Telmatobiini (LYNCH, 1971: 112; 1973: 172), lo cual puede indicar la persistencia en *Rhinoderma* de una característica primitiva de la familia Leptodactylidae.

TABLA V'

Estadios de los caracteres correspondientes a las familias enumeradas

Carácter número.	Brachycephalidae	Bufonidae	Phyllobatidae	Rhinoderma	Geobatrachus
1	2	2-6	2	2	2
2	0	0-2	0-2	2	0
3	0	0-2	0-2	0	0
4	2	2	2	2	2
5	2	0	2	0	2
6	2	0	2	0	2
7	2	2-3	2	2	0
8	4	2-4	4	4	4
9	2	2	2	2	2
10	0	0-2	2	0	2
11	1	0-2	2	0	2
12	2	0-2	0-2	0	0
13	2	0	0	0	0
14	0	0	0	0	2
15	2	2	2	2	2
16	(-2)	0-2	0	0	0
17	1	0	0	0	0
18	0	2	2	0	2
19	2	2	2	2	2
20	—	0	0	0	0
21	2-4-6-8	2	0-2	2-4	0
22	—	0-4	0-2	2	0
23	—	0-2	2	2	—
24	2	2	2	2	2
25	0	0	0	0	0
26	0-(-4)	0-4	2	2	4
27	—	2	2-3	2	—
28	—	2	2	2	—
29	0	2	2	0	2
30	2	2	2	2	2
31	2	2	2-3	2	2
32	—	2	2	2	0
33	—	2	2	2	2

TABLA V' (cont.)

Carácter número.	Brachycephalidae	Bufonidae	Phyllobatidae	Rhinoderma	Geobatrachus
34	0	0	1	0	0
35	2	0-3	2	2	2
36	2	2	2	2	2
37	0	2	0	0	0
38	—	0	0	0	0
39	2	0-2	1	2	1
40	1	0-(2)	2	2	2
41	0	0-2	0	3	0
42	0	0	3	0	0
43	0	0-1	1	1	0
44	0	0	0	0	0
45	1	0	1	0	1
46	1	0-1	1	1	1
47	2	2	0	0	0
48	—	—	0	2	0
49	0	1	0	0	1
50	1	1	0	0	0
51	2	1	2	0	0
52	—	3	3	0	3
53	2-3	0-2	0	1	0
54	—	—	2	0	2
55	0	1-2	1	1	0
56	1	0-1	0	0	0
57	0	0	0	0	0
58	2	0-2	2	0	0
59	0	0-1	0	1	0
60	0	—	2	0	0
61	2	2	2	2	2
62	—	0	0	0	0
63	1	0-1	0	0	1
64	0	0-1	0	0	0
65	1	0-3	0	3	0
66	0	0-1	1	1	1
67	1	0	1	1	1
68	—	3-4	4	0	4

TABLA VI

Estadios de los caracteres correspondientes a *Telmatobiinae* y *Gripiscinae*.

Carácter número...	Batrachophrynus	Batrachyla	Caudiverbera	Eupsophus	Hylorhina	Insuetophrynus	Telmatobiini	Telmatobufo	GRYPISCINAE
1	—	—	—	—	—	—	—	—	2
2	0	—	—	—	—	—	0	2	0
3	—	—	—	—	—	—	—	—	0
4	—	—	—	—	—	—	—	—	2
5	0	2	0	2	2	0	0	0	2
6	0	0	0	0	0	0	0	0	2
7	0	2	2	2	2	(2)	2	2	2
8	4	4	2	4	4	4	4	2	4
9	2	2	2	2	2	(2)	2	0	2
10	0	2	0	2	2	0	0	0	2
11	0	0	0	0	0	2	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	—	—	—	—	—	—	—	—	2
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	—	0	0	0	0	0	0	0	0
18	—	—	—	—	—	—	—	—	2
19	—	—	—	—	—	—	—	—	2
20	0	0	0	0	0	0	0	0	—
21	2	0	0	0	0	0	0-2	0	0
22	0	2	0	0-2	2	0	0-2	0	0
23	2	0-2	2	2	2	2	2	2	2
24	2	2	0	2	0	2	2	0	2
25	1	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0-2
27	2	2	2	2	2	2	2	2	2
28	2	2	2	2	2	2	2	2	2
29	2	2	0	0-2	2	(2)	2	0	2
30	—	—	—	—	—	—	—	—	2
31	—	—	—	—	—	—	—	—	2
32	—	—	—	—	—	—	—	—	2
33	—	—	—	—	—	—	—	—	2
34	—	—	—	—	—	—	—	—	0
35	—	—	—	—	—	—	—	—	2
36	—	—	—	—	—	—	—	—	2
37	—	—	—	—	—	—	—	—	0
38	—	—	—	—	—	—	—	—	0

TABLA VI (cont.)

Carácter número...	Batrachophrynus	Batrachyla	Caudiverbera	Eupsophus	Hylorhina	Insuetophrynus	Telmatobiini	Telmatobufo	GRYPISCINAE
39	2	0	0	2	0	1	2	2	0-1-2
40	1	0	0	0	0	0	0	1	0-1-2
41	0	0	0	0	3	0	0	1	0
42	0	1	0	0	0	0	0	0	0-1-3
43	0	0	0	0	—	—	0	—	0-2
44	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	0	1	0	1	1	—	0	0	0-1-2
46	1	1	0	1	—	—	1	—	1
47	2	1	0	1	—	—	1	—	0-1
48	0	0	0	0	—	—	0	—	0-2
49	0	0	0	0	—	—	0	—	0
50	0	0	0	0	—	—	1	—	0-1
51	2	0	0	1	—	—	0	—	0-2
52	2	2	1	2	—	—	2	—	1
53	0	0	1	1	—	—	1	—	0
54	0	0	2	0	—	—	1	—	0-1
55	1	2	0	1	—	—	1	—	0-1
56	0	1	0	0	1	—	1	0	0-1
57	0	1	0	0	0	—	1	—	0-1
58	0	0	2	0	0	—	1	—	0-1
59	0	1	0	1	1	—	1	1	0-1
60	0	0	1	0	0	—	2	2	0-2
61	2	0	0	1	0	0	1	0	0-2
62	0	0	0	0	1	—	1	0	0-1
63	0	0	0	0	0	—	0	0	0-1
64	1	1	1	1	—	—	1	—	0-1
65	0	0	3	0	—	0	0	—	0
66	0	1	0	0	0	0	0	0	0-1
67	1	0	1	0	—	—	1	—	1
68	—	0	0	2	0	0	2	—	0

TABLA VII

Estadios de los caracteres correspondientes a los *Leptodactylinae*.

Carácter número...	Adenomera	Edalorhina	Hydrolaetare	Leptodactylus	Limnomedusa	Lithodytes	Physalaemus	Pleurodema	Pseudopaludicola	Vanzolinius
1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
5	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
7	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
8	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
9	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
19	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
20	0	0	0	0-2	0	0	0-2	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0
23	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
24	2	2	0	2	0	2	2	2	2	2
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	4	0	0	0	?	—	0	0	0	0
27	—	2	2	2	2	2	2	2	2	2
28	—	2	2	2	2	2	2	2	2	2
29	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
30	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
31	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
32	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
33	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
34	0	0	0	0	0	0	0-1	0	0	0
35	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

TABLA VII (cont.)

Carácter número...	Adenomera	Edalorhina	Hydrolaetare	Leptodactylus	Limnomedusa	Lithodytes	Physalaemus	Pleurodema	Pseudopaludicola	Vanzolinius
36	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
39	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
40	2	2	1	0	2	0	0	2	2	0
41	0	0	3	0	3	1	2	0	0	2
42	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0
43	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
44	0	0	0	0	0	?	2	0	0	0
45	1	0	2	2	1	1	2	1	2	1
46	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
47	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
48	1	0	0	0	0	1	1	2	0	2
49	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
50	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
51	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2
52	3	3	3	0	1	1	1	3	3	1
53	0	2	0	2	0	2	0	0	0	2
54	2	2	2	3	1	2	0	3	2	2
55	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0
56	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
57	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
58	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
59	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
60	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
61	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
62	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1
63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
64	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
65	3	3	0	2	0	3	0	3	0	3
66	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
67	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
68	2	—	3	2	4	3	3	4	3	—

Así, pues, *Rhinoderma* parece representar un género bastante especializado en cuanto a sus hábitos reproductivos, como una notable adaptación hacia la vida terrestre, adaptación ésta derivada de los Leptodactylinae primitivos o de un antecesor común con esta subfamilia. No carece de interés el hecho de que se trata de un género monotípico cuya distribución geográfica se circunscribe a los bosques subantárticos de Chile, en la región colindante de Argentina, donde hay una alta ecualibilidad climática *(cf.* LYNCH 1971, fig. 130), factor que, como se indica más adelante, guarda relación con la persistencia de géneros relictuales o sobrevivientes de fíladas comparativamente primitivas.

Geobatrachus difiere ampliamente de los Rhinodermatinae, y no puede ser asimilado a esta subfamilia por los siguientes caracteres:

2) atlas no fusionado, *vs.*, fusionado a la segunda vértebra presacra;
5) cótilos del atlas no aproximados, *vs.*, aproximados entre sí;
6) diapófisis sacras no dilatadas, *vs.*, ampliamente dilatadas;
10) arcos neurales no imbricados, *vs.*, imbricados;
11) cintura escapular firmisternal, *vs.*, arciferal;
18) *ossa tarsalia* 2, *vs.*, 3;
21) maxila y premaxila con dientes, *vs.*, carente de dientes;
22) palatinos y prevómeres presentes, *vs.*, ausentes;
26) desarrollo directo, *vs.*, con larvas que se desarrollan en el saco vocal del macho (LYNN, 1961: 156);
29) tubérculo metatarsal externo presente, *vs.*, ausente;
32) tendón accesorio del *M. glutaeus magnus* ausente, *vs.*, presente;
39) tímpano oculto pero presente, *vs.*, ausente;
41) sin pliegues dorsolaterales, *vs.*, con pliegues
43) ornamentación tarsal ausente, *vs.*, presencia de excrecencia cónica en el tarso de los machos;
45) dedos pediales sin palmeadura, *vs.*, con palmeaduras;
48) *M. petrohyoideus medialis* contiguo medialmente, *vs.*, ligeramente separado;
49) *M. petrohyoideus anterior* inserto en el cuerpo ventral del hioides, *vs.*, en el borde lateral de la lámina del hioides;
52) *M. iliacus externus* extendido ocupando ¾ de la longitud del *ilium*, *vs.*, menos de ½;
53) *M. tensor fasciae latae* inserto posteriormente al extremo anterior del *M. iliacus externus*, *vs.*, inserto a nivel de dicho extremo;
54) *M. semitendinosus* con cabeza interna y externa de igual volumen, *vs.*, porción interna y externa iguales, porción exterior unida por tendón a la porción interior, volumen de las porciones desplazados;

55) *M. adductor longus* bien desarrollado con inserción próxima a la rodilla, *vs.*, reducido, con inserción en el *M. adductor magnus;*

56) *os quadratum* en contacto con la maxila, *vs.*, separado de ésta;

59) adultos sin fontanela entre los frontoparietales, *vs.*, presente;

63) frontoparietal fusionado, *vs.*, no fusionado al proótico;

65) proceso alar del hioides estrecho y pedicelado, *vs.*, dilatado y sésil, y

68) cromosomas 2n = 20, *vs.*, 2n = 26.

Cabe anotar que en *Rhinoderma* las falanges distales terminales tienen expansiones laterales con aspecto de T, y no son simplemente gibosas ("knob-bed") como señaló LYNCH (1971: 70).

El conjunto de caracteres de *Rhinoderma* sugiere una diferenciación evolutiva de este grupo comparativamente temprana (que quizás pudiera remontarse al Terciario inferior o aun al Cretácico), en asociación con la geoflora de afinidad antarctoterciaria en la porción meridional de América del Sur, como lo sugieren las características del género, afinidad con las que pudieran hipotéticamente conceptuarse como modelo de los Leptodactylinae basales, y según la concepción zoogeográfica histórica de la familia Leptodactylidae planteada por HEYER (1975: fig. 11). No obstante, cabe la posibilidad de que algunas de las características primitivas del grupo, puedan realmente deberse a la acción de procesos de heterocronismo (*cf.* TRUEB, 1973: 68) o pedomorfismo, tal como el caso de la persistencia de tres *ossa tarsalia* y el hecho de que los *ossa carpalia* perduren cartilaginosos en el adulto (a juzgar por la tinción diferencial del material examinado), y así realmente corresponden a condiciones derivadas y no primitivas.

Igualmente la reducción de osificación del *rostrum*, del cuadradoyugal y la persistencia de la fontanela entre los frontoparietales (*cf.* LYNCH 1971, fig. 47), sustentan la probabilidad de interpretar justificadamente la aparente condición primitiva de algunos de los caracteres de *Rhinoderma* como una condición derivada que puede obedecer a la expresión del citado proceso evolutivo.

Los Dendrobatidae (= Phyllobatidae) son tan afines a los Leptodactylidae que su reconocimiento como familia diferente puede ser cuestionado. En efecto, difieren del conjunto de los Leptodactylidae apenas por dos caracteres:

11) plena firmisternia, *vs.*, arciferales, con psudofirmisternia en unos pocos géneros o firmisternia en *Insuetophrynus* (*cf.* BARRIO 1970), y

26) el hábito de transportar temporalmente las larvas sobre el dorso de los adultos.

Toda la evidencia disponible confirma la opinión de LYNCH (1971; 1973) en el sentido de que se derivan de los Elosiinae (= Grypiscinae, *sensu* HEYER 1975, en parte). La firmisternia es un carácter que independientemente ha

sido adquirido por varias líneas evolutivas de Anura, y el cuidado parental mediante el transporte de las larvas, pierde cierta significancia diagnóstica si se repara en que ésta es una adaptación hacia la progresiva terrestrialidad que dentro de los Leptodactylidae culmina con el desarrollo directo de *Adenomera* y los Eleutherodactylinae, o a la territorialidad que es otra manifestación adaptativa en el mismo sentido compartida por los Phyllobatidae y los Eleutherodactylinae, y que ambos grupos parecen ser derivados de los Grypiscinae (véase LYNCH 1973; y HEYER 1975: fig. 9).

Aparte de los caracteres 11 y 26, los Phyllobatidae difieren de los Grypiscinae por los siguientes caracteres:

34) tendón distal del *M. semitendinosus* perforando entre los *Mm. gracilis major* y *minor. vs.*, ventral al *M. gracilis minor* (pero en *Crossodactylus* (Grypiscinae), y en algunas especies de *Physalaemus* (Leptodactylinae) el tendón guarda la misma disposición que en Phyllobatidae, *cf.* LYNCH, 1973: 173);

52) *M. iliacus externus* extendiéndose de la tercera parte al extremo anterior del *ilium*, *vs.*, extendiéndose de la mitad a la tercera parte del *ilium;*

58) nasales fusionados con los frontoparietales, *vs.*, separados o apenas en contacto;

68) cromosomas 2n = 18-20 (4 ssp.), *vs.*, 2n = 26 (en 6 géneros, de los nueve que componen la subfamilia).

Cabe destacar que las características, escudetes glandulares de los dedos de los Phyllobatidae también aparecen en *Crossodactylus, Hylodes, Megaelosia,* pertenecientes a los Grypiscinae *(sensu* Heyer).

Así, pues, el reconocimiento de los Phyllobatidae como familia diferente es más un criterio de conveniencia, y la solución más apropiada y realista sería tratarlos apenas como subfamilia distinta.

Geobatrachus difiere del conjunto de los Phyllobatidae por los siguientes caracteres:

14) reducción de las clavículas, *vs.*, no reducidas;

22) cráneo sin reducción de elementos, *vs.*, faltan palatinos;

26) desarrollo directo, *vs.*, larvas libres;

32) pérdida, *vs.*, presencia del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus;*

34) tendón distal del *M. semitendinosus* ventral al *M. gracilis*, *vs.*, dispuesto entre los *Mm. gracilis major* y *minor;*

42) ausencia, *vs.*, presencia de discos digitales provistos de escudetes glandulares;

43) ausencia de pliegue tarsal, *vs.*, con tubérculo presente;

49) *M. petrohyoideus anterior* insertándose sobre el borde ventral de la lámina hioidea, *vs.*, insertándose sobre el borde lateral;

51) presencia, *vs.*, ausencia del *M. omohyoideus;*

58) nasales sin contactar los frontoparietales, *vs.*, fusionados a estos últimos;

63) frontoparietales fusionados al proótico, *vs.*, no fusionados;

Tales diferencias son suficientes para excluir a *Geobatrachus* de los Phyllobatidae.

Geobatrachus es más afín a los Grypiscinae *(sensu* HEYER 1975), que a cualquiera de los grupos anteriores; sin embargo, difiere de ellos por:

11) cintura pectoral firmisternal, *vs.*, arciferal;

14) clavículas reducidas, *vs.*, óseas;

26) con estadios 1, 2, 3, 4, *vs.*, estadio 5 de desarrollo directo;

32) ausencia, *vs.*, presencia del tendón del *M. glutaeus magnus;*

49) *M. petrohyoideus* anterior inserto en la superficie ventral del hioides, *vs.*, en el borde lateral;

54) *M. semitendinosus* con cabezas interior y exterior iguales en volumen, *vs.*, cabeza exterior más pequeña que la interior y ésta unida por tendón;

64) proceso anterior del *ceratohyale* presente, *vs.*, ausente (salvo en *Paratelmatobius);*

68) cromosomas $2n = 20$, *vs.*, $2n = 26$ en 6 géneros (de un total de 9 examinados).

El grupo que inequívocamente muestra mayor afinidad con *Geobatrachus* son los Eleutherodactylinae. En efecto, del conjunto de los géneros de esta subfamilia, *Geobatrachus* apenas difiere por los siguientes caracteres:

11) plena firmisternia, *vs.*, arciferia (pseudofirmisternia en *Phrynopus peruanus);*

14) la reducción de la clavícula en su posición medial, *vs.*, sin reducción;

32) pérdida secundaria, *vs.*, persistencia del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus;*

49) la inserción del *M. petrohyoideus* anterior sobre el cuerpo ventral del hioides, *vs.*, en posición marginal.

Como ya se advirtió, a diferencia del criterio de GRIFFITHS (1959, 1963) y de otros autores, no puede atribuirse gran significación filogenética a la firmisternia por ser un carácter terminal, independientemente adquirido en varios casos dentro de los Bufonidae.

La reducción de la clavícula que sugiere afinidad con los Microhyloidea puede responder quizás a una adaptación convergente relacionada con hábitos fosoriales. Igualmente, la ausencia del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus,* que singulariza a *Geobatrachus* dentro de los *Bufonoidea,* solamente puede ser interpretado como una pérdida secundaria como se indicó en otro

lugar. Finalmente, una inserción del *M. petrohyoideus anterior,* comparable a la representada en *Geobatrachus,* aparece igualmente en tres géneros de Leptodactylinae *(Adenomera, Physalaemus* y *Pseudopaludicola, cf.* HEYER 1975) y en ningún otro género Bufonoidea, como sean algunos Myobatrachidae (Cycloraninae y Myobatrachinae); esta condición se la interpreta como derivada o avanzada (HEYER, 1975: 10), pero su distribución dentro de los Bufonoidea sugiere que ha aparecido independientemente en varias fíladas y, por tanto, carece de mayor significación filogenética a un nivel supragenérico. Se concluye de la información anotada que las diferencias que *Geobatrachus* exhibe con respecto a los Eleutherodactylinae, si bien denotan deslindamiento a nivel genérico, de ninguna manera permiten excluir el género de esta subfamilia, hecho que es confirmado por el análisis combinatorial mediante la construcción iterativa de cladogramas conforme al criterio de la máxima parsimonia de los caracteres de *Geobatrachus,* tanto a nivel de familia como a nivel genérico dentro del conjunto del suborden Neobatrachia.

Aspectos cariológicos. El número comparativamente reducido de cromosomas en *Geobatrachus* sugiere una condición evolutivamente avanzada, conclusión ésta que es además sustentada por cuanto MORESCALCHI (1968) indicó que la presencia de cromosomas acrocéntricos es carácter primitivo dentro de los anuros y en el género estudiado, dichos cromosomas faltan por completo.

Para los Eleutherodactylinae se ha publicado información acerca de los cariótipos de *Eleutherodactylus* y *Syrrhophus* (BOGART, 1970: 380; BOGART, 1973: 337, figs. 12.1, 12.2).

BOGART (1973: 337) destaca que fusiones y fisiones céntricas ciertamente han tenido importancia en la evolución cariológica de los eleuterodactilinos; dentro del género *Eleutherodactylus* las variaciones extremas conocidas oscilan entre $2n = 36$ *(E. ventrimarmoratus* con todos los cromosomas acrocéntricos) hasta $2n = 20$ *(E. bransfordi* y *E. fleischmanni)* o $2n = 18$ *(E. diastema* y *E. podiciferus),* caso en el cual han desaparecido los cromosomas acrocéntricos y el autor mencionado ha reportado números diploides de 34, 32, 26, 22, 20. Para *Syrrhophus* se han reportado $2n = 30$ *(S. marnockii)* y $2n = 26$ *(S. leprus).*

El número fundamental (total de pares de brazos del complemento cromosómico) es de 40 en *Geobatrachus* y cabe dentro de la variabilidad observable en *Eleutherodactylus* ($NF = 34$ en *E. melanostictus* hasta $NF = 52$ en *E. portoricensis),* sin que pueda discernirse por ahora con qué grupo de especies estuviese relacionado *Geobatrachus* ya que, por ejemplo, *Eleutherodactylus fleischmanni* tiene $2n = 20$, $NF = 36$ y cuatro acrocéntricos.

BOGART (1970: 378) ha insinuado que la amplia gama de variabilidad cariotípica hallada en *Eleutherodactylus* quizás refleje períodos muy largos de aislamiento genético. Por otra parte, BOGART (1973: 338) anota que apa-

rentemente las especies de *Leptodactylus,* del grupo *marmoratus* [1], se relacionan más por su cariótipo con los eleuterodactilinos que con las otras especies de *Leptodactylus.* Este planteamiento es posteriormente expuesto con mayor amplitud por el mismo autor (BOGART, 1974: 736), y considerando el caso de *Barycholos* y su controvertida afinidad, destacó que de aceptarse una relación entre los Eleutherodactylinae y los Leptodactylinae mediante el grupo de *Leptodactylus marmoratus,* la filogenia propuesta no requeriría admitir la evolución independiente del desarrollo directo en estos tres géneros. Más aún, atendiendo a las características reproductivas y a las cromosómicas plantea que a partir del grupo de *Leptodactylus marmoratus* (= *Adenomera marmorata),* con un cariótipo inicial de 2n = 26 y reproducción en ambientes terrestres pudieron haberse derivado géneros como *Batrachyla, Eleutherodactylus* y *Eupsophus,* habiéndose operado una reducción a 2n = 24 y 2n = 22. De esta manera la evolución etológica dentro de *Leptodactylus* habría sido a partir de hábitos terrestres hacia acuáticos y, en consecuencia, cabría suponer que los Eleutherodactylinae hubieran conservado las adaptaciones básicas hacia el ambiente terrestre. No obstante, a las opiniones de BOGART se oponen los resultados del cladograma elaborado por HEYER (1975: fig. 9), en el cual los Leptodactylinae (incluyendo *Adenomera)* aparecen como una fílada claramente diferenciada de los telmatobinos, gripiscinos y eleuterodactilinos.

El cladograma elaborado para el presente estudio (fig. 33) demuestra que si bien los Leptodactylinae se derivan de la misma fílada ancestral que los Grypiscinae, Elosiinae y Eleutherodactylini, parecen haberse diferenciado más tempranamente y que los Alsodini son una rama que se desprende de la misma fílada basal pero aparentemente con anterioridad a la diferenciación del antecesor común del conjunto de los grupos mencionados. Vale anotar que aun cuando en el cladograma de la figura 33 no se estableció la secuencia de los Leptodactylinae, en los cladogramas previos que se elaboran para el presente trabajo, *Adenomera* apareció claramente como un Leptodactylinae en posición terminal. Por otra parte, con respecto a las opiniones de BOGART, la pretendida afinidad de los Leptodactylinae con los Eleutherodactylinae y Alsodini, que podría a primera vista no ser muy evidente en el cladograma de la fig. 33, podía fácilmente resaltarse sin alterar los resultados del mismo, a condición de que las ramas o clados de la Leptodactylinae se rotasen en posición ascendente hacia la izquierda. En resumen, el análisis cladístico mediante los 68 caracteres analizados, no favorece la posibilidad de que el des-

[1] El grupo *marmoratus* del género *Leptodactylus,* que posee desarrollo directo, ha sido considerado por HEYER (1969, 1975) como genéricamente distinto bajo el nombre *Adenomera* STEINDACHNER 1867. Sin embargo, LYNCH (1971: 187, 190) y otros autores prefieren no conceder validez a este género.

arrollo directo haya sido adquirido una sola vez en el historial evolutivo de los Leptodactylidae.

Relaciones intergenéricas. Dentro del grupo de los Eleutherodactylinae, según la revisión de LYNCH (1971: 142-162), se reconocen 10 géneros: *Amblyphrynus* COCHRAN & GOIN 1961, *Eleutherodactylus* A. M. C. DUMÉRIL & BIBRON 1841, *Euparkerella* GRIFFITHS 1959, *Holoaden* MIRANDA-RIBEIRO 1920, *Hylactophryne* LYNCH 1968, *Ischnocnema* REINHARDT & LÜTKEN 1862, *Niceforonia* GOIN & COCHRAN 1963 (= *Phrynopus* W. PETERS: 1874), *Sminthillus* BARBOUR & NOBLE 1920, *Syrrhophus* COPE 1878 y *Tomodactylus* GÜNTHER 1900. A estos géneros, conforme a los resultados obtenidos por HEYER (1975: 32, fig. 9), habría que agregar a *Barycholos* HEYER 1969, lo cual es ratificado durante la realización de este trabajo mediante análisis realizado en base de cladogramas.

A lo anterior cabe agregar que el género *Niceforonia,* al igual que *Noblella* BARBOUR 1930 (previamente sinonimizado con *Eleutherodactylus* por LYNCH, 1973: 145-148), resulta ser un sinónimo de *Phrynopus* PETERS 1874, como lo ha demostrado posteriormente LYNCH (1975) en su revisión del género basada en amplio material, ya que por deficiencia del mismo, LYNCH, (1971: 125) había equivocadamente considerado a *Phrynopus* como un sinónimo de *Eupsophus* FITZINGER 1843 (un género de *Telmatobiinae, sensu* HEYER 1975).

En cuanto a la distinción genérica entre *Ischnocnema* e *Hylactophryne,* fue mantenida por LYNCH (1971: 154) de manera tentativa con base en la presencia de un pliegue discoide en el primero de estos géneros, ausente en el segundo de ellos. HEYER (1975) mantuvo el reconocimiento formal de ambos géneros, si bien su cladograma (en fig. 9) indica una estrecha afinidad entre los mismos y en su tabla B señala algunas diferencias adicionales que sustentarían el reconocimiento de ambos taxa, material de los cuales no se ha tenido oportunidad de examinar.

Del conjunto de géneros de Eleutherodactylinae, a través de un examen de los caracteres utilizados para el reconocimiento de géneros, así como del cladograma adjunto (véase figura 33) se deduce que tanto *Euparkerella* como *Holoaden* son un par de géneros bastante afines entre sí (véase además HEYER, 1975: fig. 9) y diferenciados de los restantes géneros. No ocurre lo mismo con los demás géneros referidos previamente a este grupo. Así, aun cuando LYNCH (1971: 148) manifiesta que en contraste con la opinión de algunos herpetólogos el género *Eleutherodactylus* muestra considerable homogeneidad, HEYER (1975: 32) expresa su convicción basada, desde luego, tanto en la evidencia de antemano ofrecida por LYNCH (1971) como en datos originales basados en el análisis crítico de caracteres adicionales, de que el género *Eleutherodactylus,* tal como en la actualidad se define, cabría ser dividido

en varios géneros, con el resultado de una mejor interpretación sistemática del grupo. Sin pretender emitir un pronunciamiento definitivo al respecto, debe anotarse que un examen superficial de representantes de este género, *a priori,* tiende a sustentar la opinión de HEYER en el sentido de que estudios adicionales podrían demostrar la conveniencia de reconocer géneros segregados de *Eleutherodactylus (sensu* LYNCH 1971), o bien, de incorporar dentro de este concepto genérico otros de los géneros afines reconocidos por dicho autor. En pro de esta última solución podrían invocarse criterios previamente publicados. Así, por ejemplo, FIRSCHEIN (1954) separó a *Syrrhophus* de *Tomodactylus* por presentar una glándula axilar, pero LYNCH (1968) advirtió que una especie de *Syrrhophus* carece de dicha glándula, y posteriormente el mismo autor (LYNCH, 1971: 180) reconoce a *Syrrhophus* "por conveniencia" como distinto de *Tomodactylus,* en tanto que MYERS (1962) sinonimizó a *Syrrhophus* con *Eleutherodactylus,* todo lo cual podría indicar que tanto *Syrrhophus* como *Tomodactylus* pudiesen ser incluidos dentro de *Eleutherodactylus.* Igualmente *Sminthillus,* género que según el cladograma de HEYER (1975: fig. 9) y el aquí representado (fig. 33), se relaciona estrechamente con los anteriores, fue separado genéricamente de la división *"Alpha"* del género *Eleutherodactylus (q.v.)* por LYNCH (1971: 159), apenas por su condición edéntula, un carácter por sí mismo de dudosa significación a nivel genérico, dado que, por ejemplo, en *Dendrobates* está sometido incluso a variabilidad individual, lo cual a su vez plantea ciertas dudas en cuanto a la delimitación del género *Eleutherodactylus,* tal como LYNCH (1971: 144 *et seq.)* lo redefinía.

Los datos anteriores indican que la clasificación genérica dentro de los Eleutherodactylinae requiere aún mayor elaboración basada en una mejor información. Así, por ejemplo, *Noblella,* género nominal que LYNCH refirió a la sinonimia de *Eleutherodactylus,* fue reinterpretado por el mismo autor como un sinónimo de *Phrynopus,* y ya PARKER (1934), por otra parte, había insinuado la posibilidad de que géneros como *"Eupsophus"* (=*Phrynopus,* pte., y *Syrrhophus)* [1], con las falanges terminales sin expansiones distolaterales en forma de T, resultase conveniente incluirlos dentro de *Eleutherodactylus,* nombre éste que viene a ser el más antiguo aplicable a cualquier género de Eleutherodactylinae. Con la adquisición y análisis crítico de mejor material es significativo que LYNCH (1975: 3, 5, figs. 1, 2) haya reconocido que la diferenciación entre *Phrynopus* y *Eleutherodactylus* se base en último término,

[1] La semejanza externa entre algunos géneros andinos de Leptodactylidae es tal que LYNCH (1971: 157) considera inseparables con base en caracteres externos a *Eupsophus* y a *Niceforonia* (= *Phrynopus),* hecho que destaca el notable grado de convergencia adaptativa de algunos Leptodactylidae andinos, y la consecuente necesidad de recurrir al análisis crítico de múltiples caracteres, particularmente de los relacionados con la anatomía interna, si se pretende esclarecer verdaderas afinidades.

apenas en la ausencia o presencia respectivamente de un surco circunferencial que define un disco digital terminal y que las falanges gibosas ("knobbed") o con expansiones distolaterales que imparten a dichas falanges un aspecto de T carecen, en contra de suposiciones previas, de valor diagnóstico. La aparición de falanges terminales en forma de T se ha ajustado independientemente en varios grupos de las tres subfamilias de Neobatrachia, y este carácter se ha considerado como adaptación a un régimen arborícola. No obstante *Geobatrachus,* como las especies de *Phrynopus,* así como los *Phyllobatidae* y varios *Eleutherodactylus,* con dedos notablemente dilatados en el segmento distal, ocupan biótopos terrestres no arborícolas. En el caso de los Leptodactylidae citados no hay información que de momento permita precisar si las falanges en forma de T implican una adaptación o bien se trata de una característica eventualmente adquirida por antecesores arborícolas, si bien quizá esta última posibilidad podría desecharse.

Dicha conclusión, como el propio LYNCH (1975: 4-5) admite, daría apoyo ciertamente a la opinión de PARKER, favoreciendo la unificación de géneros de Eleutherodactylinae, pero LYNCH considera que adoptar este procedimiento no simplificaría ni mejoraría la taxonomía del grupo y prefiere así mantener el reconocimiento formal de *Phrynopus* como género distinto de *Eleutherodactylus.*

Lo antedicho contribuye, por una parte, a sustentar la opinión de que los géneros de Eleutherodactylinae, excepción de *Euparkerella* y *Holoaden,* constituyen un grupo bastante relacionado entre sí, en el cual mayor información puede contribuir eventualmente al reconocimiento de un solo género *(Eleutherodactylus)* o al reconocimiento justificable de un número de géneros mayor que el actualmente aceptado. Esclarecer estos aspectos sobrepasa ampliamente la circunscripción y objetivos del presente trabajo y, en consecuencia, para efectos del mismo, provisionalmente se aceptan las conclusiones de LYNCH (1973, 1975) y de HEYER (1975).

Por otra parte, GRIFFITHS (1959) consideró que los géneros *Euparkerella, Noblella* (= *Phrynopus)* y *Sminthillus* se derivan de *Eleutherodactylus;* FIRSCHEIN (1954), por su parte, supuso que *Syrrhophus* y *Tomodactylus* se derivan también de *Eleutherodactylus,* mientras que LYNCH (1968) opinó que *Niceforonia* (= *Phrynopus), Trachyphrynus* (= *Eleutherodactylus)* y probablemente *Hylactophryne* no tienen relación estrecha con los restantes géneros del grupo.

El análisis combinatorial mediante la construcción de cladogramas que intenta representar las relaciones filogenéticas de los Eleutherodactylinae, fue realizada por HEYER (1975) como parte de análisis de la filogenia de los Leptodactylidae. Al repetir, con exclusión de *Geobatrachus,* dicho análisis (fig. 33) arroja resultados notablemente coincidentes con los de HEYER (1975:

fig. 9), pero con base en criterios de máxima parsimonia, se encuentra que por una parte existe una coincidencia tal en cuanto a los subclados correspondientes a *Barycholos* y *Eleutherodactylus (E. coqui, E. fleischmanni* y *E. nigrovittatus), Syrrhophus, Tomodactylus* y *Sminthillus; Hylactophryne* e *Ischnocnema* y, desde luego, *Euparkerella* y *Holoaden.* No obstante, la interrelación o disposición de estos subgrupos de géneros en cuanto al cladograma muestran dos diferencias pronunciadas: la primera en cuanto a la ubicación del subclado *Euparkerella-Holoaden* que, según HEYER, ocupa una posición intermedia entre el subclado *Syrrhopus-Tomodactylus-Sminthillus* y el de *Eleutherodactylus-Barycholos* (mientras que en nuestro caso *Euparkerella-Holoaden* constituyen un subclado basal dentro del conjunto de Eleutherodactylinae) y la porción de *Niceforonia* (= *Phrynopus)* no resulta situada entre los subclados de *Eleutherodactylus-Barycholos* e *Hylactophryne-Ischnocnema,* sino que por el contrario, se ubica claramente dentro del ramal de *Syrrhophus-Tomodactylus-Sminthillus.* En efecto, el modelo cladístico que se obtiene logrando la máxima parsimonia, con base en los caracteres 10, 24, 32, 34 y 39-68, requiere apenas 124 etapas conforme a lo previamente anotado y a la figura 33 del presente trabajo, mientras que reconstruyendo el modelo de HEYER (1975: fig. 9) utilizando dichos caracteres y la metodología seguida para la estructuración de cladogramas en este trabajo, se requieren 132 etapas, por lo cual, utilizando el criterio de la máxima parsimonia se han preferido los resultados obtenidos del presente trabajo después de haberse experimentalmente realizado el número suficiente de cladogramas tentativos que permitieron, conforme al criterio expresado, optar por uno que, a pesar de diferir del planteado por HEYER, demostró referir el menor número de etapas para expresar la totalidad de la información utilizada.

Adoptado el cladograma que reveló la máxima parsimonia se procedió, sin embargo, a buscar superimponer las características de *Geobatrachus* a dicho modelo, aun cuando se repitieron todas las posibles alternativas experimentales que a nivel del cladograma de los Eleutherodactylinae, dentro de la máxima parsimonia, contuviese todo el conjunto de la información y así se logró la figura 33.

El cladograma planteado no incluye el género *Amblyphrynus* por cuanto sus características no son suficientemente conocidas, y no se dispuso de material para llenar vacíos significativos; empero la información incompleta de este género permite ubicarlo dentro del cladograma, por demás provisional, en una posición intermedia entre los subclados *Eleutherodactylus-Barycholos* e *Hylactophryne-Ischnocnema,* y hay bases suficientes para suponer que este género eventualmente pudiera ser incluido dentro de *Eleutherodactylus* (si finalmente se adopta el criterio de aumentar la circunscripción de este grupo con base en algunos de los fundamentos ya expuestos), o bien reconocerlo qui-

zás como un género derivado del antecesor de *Eleutherodactylus* o de los primitivos representantes del mismo. De cualquier manera, la comparación entre *Amblyphrynus* y *Geobatrachus* revela diferencias que inducen a suponer que un mejor conocimiento del primero de estos géneros contribuiría a resaltar diferencias entre ellos, más que acentuar semejanzas.

El examen del cladograma aquí propuesto (fig. 33) para los Eleutherodactylinae indica una mayor afinidad con el género *Phrynopus*. También *Geobatrachus* concuerda con *Phrynopus* por la presencia de dientes no pedicelados (pedicelados en *Eleutherodactylus)*.

Realmente la afinidad con el género *Phrynopus* es tal que *Geobatrachus,* conforme con sus características externas, fácilmente ante un examen superficial, no puede ser distinguible con facilidad sino cuando se apela al hecho de que el primer dedo pedial de *Phrynopus* se halla evidenciado exteriormente. No obstante *Geobatrachus,* pese a su afinidad manifiesta con *Phrynopus,* es un género bien caracterizado, por cuanto difiere en:

11) cintura pectoral firmisternal, *vs.,* arciferal (pseudofirmisternal en *P. peruvianus);*

14) clavícula reducida en su porción medial, *vs.,* no reducida;

32) la supresión del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus;*

39) tímpano oculto, *vs.,* oculto o ausente;

49) inserción del *M. petrohyoideus anterior* en el cuerpo ventral del hioides, *vs.,* en una posición marginal a dicha estructura;

50) inserción del *M. sternohyoideus* próxima al borde lateral del cuerpo del hioides, *vs.,* con algunas fibras insertas próximas al borde lateral y otras a la línea media del hioides;

51) *M. omohyoideus* presente, *vs.,* ausente;

52) *M. iliacus externus* ocupando menos de la mitad de la longitud del *ilium;*

53) el *M. tensor fasciae latae* se inserta en el *ilium* detrás del extremo anterior del *M. iliacus externus, vs.,* con una inserción anterior a dicho músculo;

54) las cabezas internas y externas del *M. semitendinosus* subiguales en cuanto al desarrollo de la cabeza externa fijada por el tendón a la cabeza interna, *vs.,* con ambas cabezas subiguales pero sin participación de un tendón entre ellas;

55) *M. adductor longus* bien desarrollado inserto próximo a la rodilla, *vs.,* poco desarrollado e inserto sobre el *M. adductor magnus;*

61) dientes vomerinos ausentes conforme a las diferentes especies pero mostrando cierta correlación geográfica *(cf.* LYNCH 1975);

63) frontoparietal fusionado al proótico, *vs.,* no fusionado;

66) falanges terminales en forma de T, *vs.,* simples en forma de T, más o menos pronunciadas *(cf.* LYNCH 1975).

Además *Geobatrachus* difiere tanto de *Phrynopus* como de los restantes Eleutherodactylinae por la notable reducción del primer dedo pedial que como elemento morfológico solamente se percibe por disección.

Los Eleutherodactylinae cuentan con un registro paleontológico por demás fragmentario, que por sí mismo virtualmente carece de significación para intentar postular un modelo hipotético acerca de la evolución del grupo y del historial y origen del género *Geobatrachus,* si bien la interpretación de evidencias indirectas permite postular a manera de hipótesis de trabajo un modelo, sujeto, desde luego, a confirmación o a las necesarias rectificaciones, un modelo de esta índole conduce a plasmar una conceptualización taxonómica en la medida en que futura evidencia lo ratifique y, por ende, está sujeto tanto a la disponibilidad de información como a la visión necesariamente subjetiva que al respecto tenga el autor, pero es, sin embargo, una hipótesis que puede conducir obviamente hacia una conceptualización introspectiva de la diferenciación y génesis de los diversos grupos.

Como fundamento para el modelo propuesto se tienen:

a) del grupo de los Grypiscinae *(sensu* HEYER 1975) se derivaron tanto los Leptodactylinae como los Phyllobatidae, los Eleutherodactylinae *(cf.* LYNCH, 1971: 164, 166, 207, 209; HEYER, 1975: 45), y nuestro análisis combinatorial ratifica este postulado. La diferenciación de los Eleutherodactylinae con respecto a los Grypiscinae había ocurrido durante el Paleoceno *(cf.* HEYER 1975: fig. 11).

b) la parte al menos del macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta ha emergido desde el Paleozoico medio y representa una unidad orográfica autónoma, independiente de la Sierra de Perijá y, por tanto, de la Cordillera Oriental hasta la aparición de una gran falla y de la fosa del río Ariguaní (RAASVELDT, 1957).

Como antes se anotó, el escrutinio de los caracteres distintivos de los géneros atribuidos a los Eleutherodactylinae revela que los géneros *Euparkerella* y *Holoaden,* propios de las montañas costeras de la región sur-central del Brasil, son bastante relacionadas entre sí, y difieren de los restantes géneros del grupo por la supresión del proceso alar del hioides, y parecen ser bastante diferenciados de los restantes. No obstante el cráneo de *Holoaden* es bastante similar al de *Niceforonia* (= *Phrynopus),* aun cuando LYNCH (1971: 157) considera que se trata de un caso de probable convergencia. No sobra señalar que la distribución de estos géneros se ubica en la periferia del escudo brasileño, donde los Grypiscinae *sensu* HEYER tienen su máxima diversificación.

La diversificación básica de los Grypiscinae parece haber tenido lugar en el sector meridional de América del Sur, y su radicación evolutiva en el SE de Brasil, quizás desde el Paleoceno, asociada con la geoflora terciaria Neotropical (HEYER 1975: fig. 11).

Eliminando de consideración los géneros arriba citados, los demás géneros de Eleutherodactylinae tienen un areal no circunscrito a dicha región, y están estrechamente relacionados entre sí. Para HEYER (1975: 45, fig. 11) los Eleutherodactylinae se originaron durante el Paleoceno en las selvas del SE del Brasil.

El areal actual conocido de los géneros aceptados por LYNCH (1971) y HEYER (1975) es como sigue:

Amblyphrynus: Andes de Colombia y Ecuador.

Eleutherodactylus: desde México (Sinaloa y Tamaulipas) hasta el N. de Argentina; Bermudas, Antillas y el S. de Florida (introducido).

Sminthillus: Cuba.

Phrynopus: Andes de Colombia, Ecuador y Bolivia.

Syrrhophus: S. de EE.UU. (región surcentral de Texas), México, desde Sinaloa, por el S., hasta Belice y El Salvador.

Tomodactylus: México (cordillera volcánica).

Ahora bien, LYNCH (1971: 148-150) reconoce dos divisiones ("Alpha" y "Beta") dentro del género *Eleutherodactylus,* sin reconocimiento formal nomenclatural o taxonómico, aun cuando para ellas podrían utilizarse respectivamente, en caso de reconocerse como género o subgénero, los nombres *Eleutherodactylus* y *Craugaster* COPE 1865. Tales divisiones se definen así:

División *"Alpha":* frontoparietal fusionado con el proótico; ramas lateral del paraesfenoides cortas, deflexas hacia atrás y sin sobreposición con los procesos mediales de los pterigoideos; prevómeres ampliamente separados entre sí.

Areal: Antillas (desde Bermudas y las Bahamas o Lucayas, por el sur hasta Trinidad; montañas de Guyana) y quizás todo el conjunto de los Tepuyes en el S. de Venezuela, el N. de Brasil (y Colombia). De las especies del areal, *E. ruthae* (de la Española) se singulariza por la carencia de omosternón y porque el proceso zigomático del escamoso contacta con la maxila.

División *"Beta":* frontoparietal no fusionado al proótico; ramas laterales del paraesfenoides perpendiculares al eje medial del cráneo, largos, y sobreponiéndose a los procesos mediales de los pterigoideos; prevómeres usualmente en contacto entre sí, o apenas separados por un estrecho espacio.

Areal: México (piso térmico inferior, desde Tamaulipas y Sinaloa hacia el sur), América Central, y piso isomegatérmico de la región costanera del Pacífico en Colombia y Ecuador, Amazonia y SE del Brasil.

LYNCH (1971: 150) atribuye significación filogenética a estos grupos, y si sus características se analizan en cuanto a los restantes géneros de Eleutherodactylinae se tienen los siguientes datos (LYNCH 1971; HEYER 1975), consignados en la tabla VIII.

Si los caracteres efectivamente tienen la significación que LYNCH les atribuyó, pueden entonces tentativamente reconocerse los siguientes grupos:

1. condiciones básicamente como en el grupo "*Alpha*" de *Eleutherodactylus: Euparkerella, Holoaden, Sminthillus, Syrrhophus* y *Tomodactylus.*

2. condiciones básicamente como en el grupo "*Beta*" de *Eleutherodactylus: Amblyphrynus* (? datos incompletos), *Hylactophryne* e *Ischnocnema.*

3. condiciones que combinan las asignadas para ambos grupos, pero que difieren en cuanto a la fusión de los frontoparietales con los proóticos: *Geobatrachus* y *Phrynopus.*

Si bien la fusión de los frontoparietales y proóticos sería una condición derivada según HEYER (1975: 16), los prevómeres separados entre sí son considerados primitivos (HEYER, *id.*) y un contacto entre las alas laterales del paraesfenoides (perpendiculares el eje longitudinal del cráneo) con los procesos mediales de los pterigoideos sería un carácter primitivo si se tiene en cuenta la condición existente en Pipidae (contacto, o casi contacto, LYNCH 1973), podría sugerir una condición estructural primitiva, se tiene que no habría concordancia o correlación entre los estadios primitivos o avanzados que coexisten entre las dos divisiones de *Eleutherodactylus,* si bien en cuanto a los prevómeres el caso de reducción secundaria puede haber operado, y no hay de momento criterio claro para evaluar la condición del paraesfenoides y el pterigoideo. Lo anterior implica que de momento no hay fundamento claro para discernir con base en tales caracteres cuál de los tipos "*Alpha*" o "*Beta*" represente la condición ancestral.

Cierta evidencia indirecta puede apoyar la idea de que la condición "*Alpha*" de *Eleutherodactylus* fuese la primitiva, aceptando en este caso que la fusión o no de los frontoparietales y proóticos quizás pueda haber estado sujeta a heterocronía o pedomorfismo. En efecto, aceptando que la diferenciación basal de los Eleutherodactylini ocurrió en América del Sur, cabe reparar en que la distribución actual de la división "*Alpha*" revela un areal mucho menos amplio que la división "*Beta*", siendo además discontinuo y limitado a regiones con una ecuabilidad climática.

Estas tres condiciones pueden sugerir que la división "*Alpha*" haya podido preceder cronológicamente a la "*Beta*", aparte del hecho de que los géneros de Leptodactylidae más primitivos, según LYNCH (1971), hoy subsisten en las áreas con mayor ecuabilidad climática, y otro tanto ocurre en otros grupos animales (vgr. en *Caenolestidae* y *Nasuella, cf.* HERSHKOVITZ 1969).

Por otra parte, quizás no carezca de significación ante la estrecha afinidad entre los géneros considerados el hecho de que coinciden morfológicamente con la división "*Alpha*" géneros como *Euparkerella* y *Holoaden,* así como *Sminthillus, Syrrhophus* y *Tomodactylus;* mientras que *Phrynopus* y *Geoba-*

TABLA VIII

Estadios de los caracteres analizados correspondientes a *Eleutherodactylinae*.

Carácter número...	Amblyphrynus	Barycholos	Eleutherodactylus coqui	Eleutherodactylus fleishmanni	Eleutherodactylus nigrovittatus	Euparkerella	Holoaden	Hylactophryne	Ischnocnema	Phrynopus	Sminthillus	Syrrhophus
1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
5	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
7	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
8	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
9	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
10	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
11	0	0	0	0	0-2	0	0	0	0	0-1	0	0
12	0	0	0-2	0-2	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
16	0	0	0	0	0	-2	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
19	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
20	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
22	0	0	0-2	0-2	0-2	2	2	0	0	0	0	0
23	(2)	(2)	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
24	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	(4)	(4)	4	4	4	4	4	4	4	4	4	(4)
27	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
28	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
29	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
30	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
31	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
32	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
33	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TABLA VIII (cont.)

Carácter número...	Amblyphrynus	Barycholos	Eleutherodactylus coqui	Eleutherodactylus fleishmanni	Eleutherodactylus nigrovittatus	Euparkerella	Holoaden	Hylactophryne	Ischnocnema	Phrynopus	Sminthillus	Syrrhophus
35	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
36	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
39	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2	0	1
40	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
42	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	1	2
43	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	1
46	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
47	–	0	0	2	0	2	2	0	0	0	2	1
48	–	2	0	0	2	2	2	0	0	0	2	2
49	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	–	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0
51	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1
52	–	3	3	3	3	1	1	3	1	3	3	3
53	–	0	0	3	3	0	1	0	1	3	3	3
54	–	3	3	3	3	0	1	3	3	0	0	1
55	–	1	0	1	1	2	0	1	1	1	1	0
56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
58	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
59	0	0	0	0	0	2	2	0	0	1	0	2
60	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
61	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	2	1
62	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
63	–	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1
64	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
65	–	1	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1
66	0	2	2	2	2	2	0	0	0	1	2	2
67	–	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
68	–	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	0

trachus, limitados a áreas con alta ecuabilidad climática combinan caracteres de ambas divisiones, lo cual es sugestivo de que puedan representar una condición ancestral a nivel de la tribu.

Aceptado lo anterior, cabría postular el siguiente modelo hipotético, excluyendo *Euparkerella* y *Holoaden:*

a. una fílada ancestral a *Phrynopus* y a *Geobatrachus* quizás habría dado origen a los *Eleutherodactylus* del grupo "*Alpha*".

b. esta fílada se habría extendido durante el Terciario (una o dos invasiones?), en favor de conexiones transitorias (como las que existieron durante el Mioceno *cf.* HERSHKOVITZ 1966) a América Central y Norteamérica, dando por resultado la diferenciación de *Syrrhophus* y *Tomodactylus*, y posiblemente durante el Plioceno Superior habría sobrevenido la invasión o invasiones del grupo "*Beta*" de *Eleutherodactylus* y de *Ischnocnema.*

c. durante el Terciario (Mioceno?) o con posterioridad a lo largo del arco Antillano habrían ocurrido dos o más invasiones de *Eleutherodactylus*, una de las cuales habría dado lugar al género *Sminthillus.*

d. posiblemente en tierras bajas, con climas húmedos isomegatérmicos de América del Sur, se diferenciaron tanto el grupo "*Beta*" de *Eleutherodactylus* como *Ischnocnema*, posiblemente en un área al sur del área de origen de *Eleutherodactylus*, división "*Alpha*", y reemplazaron en parte el areal de este grupo, invadiendo a América Central y México tardíamente durante o después del Plioceno Superior.

e. ante la exitosa colonización del grupo "*Beta*", inmigrante más reciente al noroeste de Sudamérica, y concomitante con la orogénesis andina activa en el Mioceno y particularmente en el Plioceno y Pleistoceno, el areal del grupo "*Alpha*" se hizo discontinuo, ocupando progresivamente las altas montañas (Tepuyes y Andes de Colombia, Ecuador y Perú [Venezuela?]), con una activa especialización.

f. *Phrynopus* o su antecesor, no arborícola, habría ocupado durante el Terciario las áreas montañosas intertropicales.

Representación del grupo, aceptando que la separación del macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta y la Cordillera Central habría ocurrido durante el Mioceno (RAASVELDT 1956), habría ocupado dicho macizo antes de tal separación, habiendo, bajo un proceso de aislamiento y diversificación, dando por resultado la diferenciación de *Geobatrachus.* Invasiones posteriores del macizo favorecidas desde la Sierra de Perijá o bajo un régimen climático más húmedo que el actual habrían permitido el establecimiento allí y diferenciación subsecuente de 6 especies de *Eleutherodactylus* *.

* Resta recalcar a cuál de las dos divisiones del género pertenecen las especies allí existentes.

El macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta corresponde a un basamento paleozoico con intrusiones ígneas, rocas del cual han sido detalladas como de 1.350 millones de años A.P. (BERGT 1971), y el cual desde el Paleozoico moderno ha sido una masa emergente (GANSSER 1955; WOKITTEL, 1957). Durante el Jura-Triásico se depositaron alrededor de este núcleo sedimentos continentales y a finales del Cretáceo o durante el Paleoceno experimentó un levantamiento (WOKITTEL 1957). La Sierra de Perijá presenta una estructura geológica muy diferente (WOKITTEL 1957) y su levantamiento inicial es posterior al de la mayor parte de la Sierra Nevada (KROGZEMIS 1968). Durante el Terciario estuvo circundada en parte por mar y sobrevino una sedimentación cuyo resultado se aprecia en los sedimentos marinos que bordean el macizo al S y E (IGAC 1973). Entre tanto el río Magdalena corría paralelo a la vertiente de la Cordillera Central, pero hacia el Mioceno sobrevino la falla de Santa Marta, que separó el macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta de la Cordillera Central. Según RAASVELDT (1956), esta falla condujo a un desplazamiento del macizo a lo largo de la misma de no menos de 120 km. hacia el N, y favoreció su levantamiento. El basamento de la Sierra así mismo se dislocó del basamento de la Guajira por la falla de Oca en sentido E.-W. (ROD 1956), y existen indicios que durante el Mioceno el macizo tenía aún una elevación baja al igual que algunos sectores de los Andes.

Cabe, pues, la posibilidad de que el antecesor de *Geobatrachus* se derive de un Eleutherodactylinae, cuya difusión geográfica ocurrió desde la Cordillera Central. A esta posibilidad se opondría la ecesis de la Sierra de Perijá, a lo cual se opone la aparente ausencia de un género afín o posible antecesor en dicha Sierra, así como en la Sierra de Mérida.

Durante el Plioceno y el Pleistoceno sobrevino la orogénesis más activa, con un levantamiento del macizo del orden de 2.000-3.000 mts. (*cf.* WOKITTEL 1957).

Sobrevinieron así mismo las grandes oscilaciones climáticas del Pleistoceno, el hecho de que no se hayan demostrado evidencias de las glaciaciones cuaternarias iniciales (GANSSER 1955; RAASVELDT 1957) ha sido indicio de que para entonces la Sierra tenía una elevación insuficiente para que se manifestasen estos fenómenos de manera que la orogénesis había continuado durante el Pleistoceno.

OPPENHEIM (1941), GANSSER (1955) y RAASVELDT (1957) han estudiado las glaciaciones en el macizo. Según RAASVELDT, rastros de las glaciaciones atribuidas al Würmiense (o Wisconsiniano) son demostrables hasta unos 3.000 mts. de elevación, mientras que el nivel actual de las nieves perpetuas es de unos 4.750 mts. en la ladera N. y de unos 5.100 mts. en la ladera S., diferencia que obedece a cambios de pluviosidad, ya que la ladera SE. de

la Sierra es menos húmeda. El límite altitudinal actual de los bosques se sitúa a 3.800 mts., pero en muchos sitios se halla apenas a 2.900 mts., lo cual se atribuye a acción antropógena (HERRMANN 1971). Dicho sea de paso, lo anterior indica que el límite superior altitudinal de *Geobatrachus walkeri* pudiera ser muy por encima de los 3.300 mts.

Durante los períodos interglaciares del Pleistoceno, en los cuales hubo un incremento de temperatura y disminución de las lluvias con una drástica reducción de ambientes mésicos, al menos parte del macizo constituyó un refugio húmedo, postulado por BROWN *et al.* (1974) con base en sus estudios de mariposas del género *Heliconius,* pero no identificado por HAFFER (1974), si bien todos los endemismos, por cierto numerosos, del macizo son típicamente higrófilos. Los fenómenos por entonces acaecidos ciertamente pudieron reducir la extensión de bosques húmedos del macizo, posiblemente restringiéndolos un tanto altitudinalmente, en tanto que las montañas favorecían acumulación de nieblas y formación de frentes de condensación, sin eliminar un habitat para elementos higrófilos montanos y quizás a ello se debe la virtual ausencia de endemismos tetrápodos exclusivos del piso término inferior del macizo. Esta situación contrasta con la hallada en las montañas del macizo, así de 99 especies de aves, 14 corresponden a especies endémicas (5 de las cuales no son asignables a superespecies de más amplia distribución), 46 a subespecies endémicas y 40 no muestran diferenciación geográfica acusada en el macizo (HAFFER 1974: tabla 11.3). En cambio las condiciones durante la máxima fase de las glaciaciones (Würmiense o Wisconsiniano) habrían provocado al nivel del mar un descenso de la isoterma anual de 3° - 4° por debajo de la actual, que para Santa Marta es de 27°C., un incremento en la pluviosidad, una depresión altitudinal de las "zonas bióticas" y un descenso del nivel de los glaciares y de la neviza (o *nevé)* a unos 3.000 mts., con el concomitante descenso de la isoterma anual entre los 2.000-3.000 mts. de unos 7-9°C (hasta 11°C) en latitudes intertropicales (para una discusión pormenorizada del tema consúltese a HAFFER 1974). Asumiendo que los límites altitudinales actuales de *Geobatrachus* se sitúan entre 1.750 y 3.000 mts., a lo cual corresponden isotermas anuales calculadas de *ca.* 16-17 a 8°C., por entonces los límites altitudinales superiores e inferiores del género habrían descendido unos 1.000 mts. por debajo de los actuales, lo cual, además favorecido por el incremento de pluviosidad habría ampliado apreciablemente el areal potencial del género. Durante el Holoceno, aun cuando con oscilaciones climáticas menores, el areal del género se replegó a los límites actuales que pueden haber sido modificados por deforestación.

En resumen, *Geobatrachus* es un género monotípico, confinado al macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta, en un área con elevada ecuabilidad climática que representa el producto de la diferenciación de una fílada de

los Eleutherodactylinae, favorecido por el aislamiento geográfico. Quizás las características más notables del género se asocian con sus hábitos terrestres, sin adaptaciones arborícolas ni acuáticas evidentes y con hábitos semifosoriales. El desarrollo directo es una adaptación probablemente adquirida por sus antecesores que le permitió ocupar áreas con accidentada topografía y limitadas oportunidades para el éxito de un desarrollo larvario acuático. La condición firmisternal y la pérdida del tendón accesorio del *M. glutaeus magnus*, con sus características que singularizan el género dentro de los Eleutherodactylinae, al igual que la reducción de clavículas y su aspecto externo en general, si bien muestra una notable semejanza superficial con algunos Microhylidae, recuerda también el hallado en géneros tales como *Phrynopus* y *Eupsophus*.

ANEXO TABLA I

Dimensiones de 34 machos de *Geobatrachus walkeri*.

Ejemplar No.	L RC	LC	AC	LF	LT	L TP
1	16.0	6.0	6.0	7.5	7.0	11.3
2	17.5	5.0	6.4	7.5	7.0	11.2
18	18.5	6.7	6.7	6.4	6.4	9.1
20	19.0	7.9	6.0	7.2	7.2	10.5
21	16.2	6.0	5.8	7.6	5.1	10.0
22	19.0	7.0	7.9	7.0	7.4	12.2
23	18.5	6.0	7.4	9.2	7.8	11.7
28	17.2	7.0	6.9	8.9	7.4	12.4
29	17.8	6.3	5.2	6.3	6.7	10.5
30	14.8	5.2	5.0	6.4	5.5	9.5
31	16.5	6.4	5.3	7.5	6.9	10.8
33	18.4	7.1	6.5	8.0	7.0	10.5
35	16.7	7.9	5.7	7.7	6.4	12.1
36	18.0	7.4	6.3	9.2	7.4	13.0
38	22.7	6.9	5.7	7.5	7.2	10.5
43	18.0	6.0	6.6	8.6	6.7	11.8
45	21.7	6.7	6.9	9.4	8.4	13.8
48	19.9	5.6	6.2	8.1	7.4	13.1
49	19.0	6.5	6.5	8.2	7.9	12.0
50	18.5	5.8	6.2	9.4	7.9	12.0
52	17.7	5.2	5.9	7.5	6.9	12.0
53	18.4	5.4	5.7	7.9	7.7	12.1
54	19.8	5.8	6.0	7.9	7.0	12.2
55	17.0	5.2	5.7	7.3	7.3	11.9
56	15.4	4.8	5.4	7.4	6.3	11.0
68	20.0	6.1	7.0	9.0	7.9	12.0
69	19.4	5.0	5.8	5.9	5.5	9.3
70	18.7	6.2	6.2	8.4	6.4	10.6
71	18.5	6.0	6.2	7.6	6.2	10.1
72	20.4	6.6	7.0	8.4	7.4	12.3
73	20.4	6.5	7.0	8.5	7.7	12.7
74	19.6	6.8	7.0	8.7	7.9	12.0
75	19.6	7.5	7.3	8.7	7.8	13.5
76	19.3	6.1	6.0	8.3	7.5	12.7

Anexo tabla II

Dimensiones de 50 hembras de *Geobatrachus walkeri.*

Ejemplar No.	L RC	LC	AC	LF	LT	L TP
3	17.5	6.0	6.2	7.0	6.6	11.0
4	20.8	8.5	8.5	9.3	7.6	12.2
5	21.6	7.9	7.0	9.6	8.2	12.8
6	21.0	7.0	7.6	8.9	7.4	12.1
7	18.7	7.0	7.5	8.3	7.5	12.0
8	20.3	7.6	8.3	8.6	7.8	13.3
9	20.9	7.4	7.5	9.6	7.9	12.5
10	20.8	10.2	8.1	10.0	8.0	14.5
12	22.3	7.3	8.2	9.9	8.6	13.2
13	24.0	9.5	8.4	9.0	8.2	13.4
15	20.0	6.0	7.0	9.8	7.3	12.1
16	21.0	7.8	7.8	8.4	7.5	12.0
17	20.5	5.2	7.7	7.8	7.7	11.0
19	21.2	8.9	6.2	8.0	8.0	11.0
24	20.0	7.2	7.4	9.0	8.3	12.0
25	21.0	6.0	7.9	10.0	8.7	14.2
26	18.0	5.8	6.8	9.0	8.6	13.2
27	21.4	7.3	7.6	8.4	8.0	12.3
32	20.1	8.1	6.8	9.6	8.4	13.0
34	20.0	7.2	6.7	10.2	8.3	13.4
37	20.5	6.5	6.4	9.9	8.8	12.8
39	21.6	5.7	6.9	8.8	8.3	13.9
40	22.0	6.2	7.1	9.7	8.4	13.9
42	20.6	7.0	6.9	8.8	7.5	13.6
44	18.8	5.4	6.0	8.4	7.5	12.3
46	21.0	6.5	7.0	9.8	8.4	13.0
47	20.0	6.4	6.8	9.9	8.6	13.2
51	20.0	6.0	6.4	9.5	7.0	12.0
77	19.3	5.8	7.2	8.0	7.7	13.1
78	22.5	7.3	7.7	8.0	8.0	12.7
79	23.0	7.8	8.6	8.8	8.1	14.4
80	19.5	5.7	6.9	7.7	7.4	11.5

ANEXO TABLA II (cont.)

Ejemplar No.	L RC	LC	AC	LF	LT	L TP
81	20.0	7.0	8.0	7.9	7.6	12.3
82	21.6	6.7	7.6	7.6	7.3	11.7
83	20.0	7.0	7.0	7.9	7.2	12.0
84	19.2	7.1	7.0	7.9	7.3	12.8
85	20.0	6.2	6.9	8.2	7.2	12.5
86	20.3	5.4	6.9	8.4	7.4	10.8
87	20.3	6.4	7.0	7.9	7.5	12.4
88	21.8	6.3	7.6	7.7	7.8	12.4
89	19.5	6.8	7.3	7.5	7.9	13.0
90	19.9	6.0	6.8	8.2	7.6	12.6
91	20.6	7.0	7.4	8.0	7.8	12.9
92	22.0	7.0	8.2	8.0	7.8	13.8
93	21.8	7.3	7.7	8.0	7.4	12.2
94	20.4	6.5	7.0	8.0	7.4	12.2
95	21.8	7.5	7.6	8.5	6.9	11.8
96	24.0	7.8	8.1	8.7	8.8	14.2
97	19.4	6.0	6.4	7.7	7.5	13.0
98	20.0	6.8	7.0	7.8	7.5	10.7

6 — BIBLIOGRAFIA CITADA

BARRIO, A.
1970 *Insuetophrynus acarpicus,* un nuevo leptodactílido firmisternio sudamericano (Amphibia: Anura). *Physis,* **30** (80): 331-341. Figs. 1-6.

BERGT, W.
1968 Evolución estructural de los Andes. *Bol. Geol.,* **19** (2). Bogotá.

BOGART, G. A.
1970 Systematic problems in the amphibian family Leptodactylidae (Anura) as indicated by karyotypic analysis. *Cytogenetics,* **9**: 369-383. Figs. 1-5.
1973 Evolution of anuran karyotypes. *In Vial,* **1973**: 337-349.
1974 A karyosystematic study of frogs in the genus *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae), *Copeia,* **3**: 728-737. Figs. 1-5.

BOULENGER, G. A.
1882 Catalogue of Batrachia Salientia Ecaudata in the collection of the British Museum. 3a. Ed. 503 pp. *British Museum,* London.

BROWN, K. S., P. M. SHEPPARD, & J. R. G. TURNER.
1974 Quaternary refugia in tropical America; evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proc. Roy. Soc.* London, **18713**: 369-378.

CAMIN, J. H., & R. R., SOKAL.
1965 A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution,* **19**: 311-326.

CAMP, W. H., & C. L. GILLY.
1943 The structure and origin of species. *Brittonia,* **4** (3): 324-385.

CEI, J. M.
1962 Batracios de Chile. Pp. cviii + 128. *Univ. Chile.* Santiago.

COCHRAN, D. M., & C. J. GOIN.
1970 Frogs of Colombia, *U.S. Nat. Mus. Bull.,* **288**: i + 655 pp.

COPE, E. D.
1865 Sketch of the primary groups of Batrachia Salientia. *Nat. Hist. Rev.* (17): 97-120.
1867 On the families of the raniform anura. *Journ. Acad. Nat. Sci.* Philadelphia, Ser. 2, **6** (2): 189-200.

CUATRECASAS, J.
1958 Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cien. Exact., Fís., Nat.,* **10** (40): 221-269.

DAVIS, D. D.
1935 A new generic and family position for *Bufo borbonica Field. Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.,* **20** (12): 87-92.

DUELLMAN, W. E.
1975 On the classification of frogs. *Occi. Pap. Mus. Nat. Hist.* Univ. Kansas, **42**: 1-14.

DUNLAP, D. G.
1960 The comparative myology of the pelvic appendage in the Salientia. *Jour. Morph.,* **106**: 1-76.

DUNN, E. R.
1944 Los géneros de anfibios y reptiles de Colombia. *Caldasia,* **2** (10): 497-529.

EDMUND, A. G.
1960 Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. Life Sciences Division, Cont. **52.** *Roy. Ont. Mus.* Toronto. Pp. 7-190.

ELIAS, H., & J. SHAPIRO.
1957 Histology of the skin of some toads and frogs. *American Museum Novitates,* **1819:** 1-27.

FIRSCHEIN, I. L.
1954 Definition of some little understood members of the leptodactylid genus *Syrrhophus,* with a description of a new species. *Copeia,* **1954** (1): 48-58.

GANSSER, A.
1955 Ein Beitrag zur Geologie und Petrographie der Sierra Nevada de Santa Marta. *Bull. Suisse Mineral. Petrogr.,* **35** (2): 209-279.

GOIN, C. J., & D. B. GOIN.
1962-a Introduction to herpetology. Pp. v-341. W. H. Freeman & Co., London.
1962-b Amphibians eggs on the montane environment. *Evolution,* **16** (3): 364-371.

GRIFFITHS, I.
1954 On the otic element in Amphibia Salientia. *Proc. Zool. Soc.* London, **124:** 35-50.
1959 The phylogeny of the *Sminthillus limbatus* and the status of the Brachycephalidae (Amphibia Salientia). *Proc. Soc.* London, **26:** 339-352.
1963 The phylogeny of the Salientia. Biol. Rev., **38:** 241-292.

GÜNTHER, A.
1858 Catalogue of the Batrachia Salientia in the collection of the British Museum, **16:** 160 pp. *British Museum,* London.

HAFFER, J.
1974 Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publ. Nuttall. Ornith. Club,* **(14).** Pp. i + 390.

HERRMANN, R.
1971 Zur regional hydrologischen Analyse und Gliederung des nordwestlichen Sierra Nevada de Santa Marta (Kolumbien). 88 pp., 46 figs., 8 gráficas. *Giessener Geographische Schriften.* Justus Liebig Universität, Giessen.

HERSHKOVITZ, P.
1966 Mice, land bridges and Latin American faunal interchange. *In Wenzel,* R. L. & V. J. Tipton (editores): Ectoparasites of Panama, pp. 725-751. *Field Museum of Natural History.*
1969 The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. *Quart. Rev. Biol.,* **44:** 1-70.

HEYER, W. R.
1969 Biosystematic studies on the frog genus *Leptodactylus.* Univ. Southern California. 234 pp. Tesis inédita (ref. copiada).
1975 A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frogs family Leptodactylidae. *Smiths. Contrib. Zool.,* **199:** i-iii, 1-55.

IGAC (= Instituto Geográfico "Agustín Codazzi").
1973 Monografía del Departamento del Magdalena. 163 pp., figs., mapas. Bogotá.

IZECKSOHN, E.
1971 Novo gênero e nova espécie de Brachycephalidae do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. (Amphibia, Anura). *Bol. Mus. Nal.* (Rio de Janeiro). Zool., **280:** 1-12.

KROCZEMIS, J. R.
1968 A historical geography of the Santa Marta area, Colombia. 176 pp. *University of California,* Berkeley.

LAURENT, R.
1942 Note sur les procoelous, firmisternes (Batrachia, Anura). *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique,* **18** (43): 1-20. *In* Cei: 1962.
1951 Sur la necessité de supprimer la famille des Racophoridae mais de creer celle des Hyperoliidae. *Rev. Zool. Bot. Africaines,* **45:** 116-122.

LEVAN, A., K. FREDGA, & A. A. SANDBERG.
1964 Nomenclature for centromeric position of chromosome. *Hereditas,* **111:** 201.

LIEM, S. S.
1970 The morphology, systematics and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperollidae). *Fieldiana, Zoology,* **57:** i-iii, 145.

LUTZ, A.
1927 Taxonomia e biologia do genero *Cycloramphus.* Mem. Instituto Oswaldo Cruz, **22:** 5-25.

LUTZ, B.
1944 Biologia e taxonomia de *Zachaenus parvulus. Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro (Zool.),* **17:** 1-66.

LYNCH, J. D.
1968 Genera of leptodactylid frogs in Mexico. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.,* **17** (11): 503-515, figs. 1-5.
1971 Evolutionary relationship, osteology and zoogeography of leptodactyloids frogs. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.,* 53-238 pp.
1972 Generic partitioning of the South American leptodactylid frog genus *Eupsophus* Fitzinger, 1843 *(sensu lato). Bull. South. California Acad. Sci.,* **71** (1): 2-11.
1973 The transition, from archaic to advanced frogs. *In* Vial, **1973:** 132-182.
1975 A review of the Andean leptodactylid frog genus *Phrynopus. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* **(35):** 1-51.

LYNN, W. G.
1961 Types of amphibian metamorphosis. *Amer. Zoologist,* **1:** 151-161.

MCDIARMID, R. W.
1969 Comparative morphology and evolution of the neotropical frog genera *Atelopus, Dendrophryniscus, Melanophryniscus, Oreophrynella* and *Brachycephalus.* Ph. D. Dissertation, University of Southern California. (Inédito; copia en xerox). Pp. i-vii, 1-282, figs. 1-13, tabs. 1-5.

MUNSELL.
1965 Standard soil color chart. 6a. ed. Fujihira Industry, Ltd. 11-6, G - Chrome, Hongo.

MORESCALCHI, A.
1967 Le relazioni tra il cariotipo di anuri diplasiocele: I. Il corredo cromosomico di alcuni Ranidae. *Caryologia,* **20** (1): 65-85.
1968 A hypothesis on the phylogeny of the salientia based on karyological data. *Experientia,* **24:** 964-966.

MYERS, G. S.
1962 The American leptodactylid frog genus *Eleutherodactylus, Hylodes* (= *Elosia),* and *Caudiverbera* (= *Calyptocephalus). Copeia,* **1:** 195-202.

NICHOLLS, G. E.
1916 The structure of the vertebral column in the Anura Phaneroglossa and its importance as a basis for classification. *Proc. Linn. Soc.* London, **128:** 80-92.

NOBLE, G. K.
1922 The phylogeny of the salientia. I. Osteology and thigh musculature. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.,* **46:** 1-76.
1926 The pectoral girdle of brachycephalid frogs. *Amer. Mus. Nov.,* **230:** 1-14.
1931 The biology of the amphibian. 577 pp. Mc. Graw-Hill Book Co. Inc., New York.

ORTON, G. L.
1953 The systematics of vertebrate larvae. *Syst. Zool.,* **2** (2): 63-75.

OPPENHEIM, V.
1941 Geología del Departamento del Magdalena. *Rev. Acad. Col. Cien. Exact., Fís., Nat.,* **4** (15-16): 380-384, 3 lám. 1 map.

PARKER, H. W.
1934 A monograph of the frogs of the family Microhylidae. viii - 208 pp. *British Museum, London.*

RAASVELDT, H. C.
1956 Fallas de rumbo en el nordeste de Colombia. Revista del Petróleo, No. 64. Mayo.
1957 Las glaciaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Rev. Acad. Col. Cien. Exact., Fís., Nat.,* **9** (38): 469-482, figs. 1-19.

RIVERO, J. A.
1961 Salientia of Venezuela. *Bul. Mus. Comp. Zool., Harvard College,* **126** (1): 11-26.

ROD, E.
1956 Strike-slip faults of northern Venezuela. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.,* **40:** 457-476, figs. 1-12.

RUGH, R.
1962 Experimental embryology. 3a. ed. i-501 pp. Edit. Burgess Publ. Co. Minneapolis.

RUIZ-C., P. M. & J. I. HERNÁNDEZ-C.
1978 Una nueva especie colombiana de *Atelopus* (Amphibia: Bufonidae). *Caldasia,* **12** (57): 181-197, figs. 1-5, tabs. 1.

RUTHVEN, A. G.
1915 Descriptions of a new tailless amphibian of the family Dendrobatidae. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.,* **20:** 1-3.
1922 The amphibian and reptiles of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Mus. Zool. Misc. Publ.* **8:** 5-69.

SALTHE, S. N., & W. E. DUELLMAN.
1973 Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. *In* Vial: **1973:** 229-249.

SAVAGE, J. M.
1973 The geographic distribution of frogs: Patterns and predictions. *In* Vial, **1973:** 352-445.

SILVERSTONE, P. A.
1975 A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sc. Bull.,* **21:** 1-55.
1976 A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (Family Dendrobatidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Sc. Bull.,* **27:** 1-53.
1965 Evolutionary trends in frogs. *Amer. Zool.* **5:** 309-318.

TREWAVAS, E.
1933 The hyoid and larynx of the anura. *Phil. Trans. Roy. Soc.* London, (B) **222:** 401-527.

TRUEB, L.
1973 Bones, frogs and evolution. *In* Vial, **1973:** 65-132.

TYLER, M. J.
1971 The phylogenetic significance of vocal sac structure in hylid frogs. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.,* **19** (4): 319-360.

VIAL, J. (Editor).
1973 Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems. Pp. vii-470. University of Missoury Press., Columbia.

WALKER, CH. F.
1973 A new genus and species of microhylids frogs from Ecuador. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas,* **20:** 1-7.

WALKER, CH. F., & W. E. DUELLMAN.
1974 Description of a new species of microhylid frog, *Chiasmocleis,* from Ecuador. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas,* **26:** 1-6.

WOERDEMAN, M, W.
1921 Beitrage zur Entwicklungsgeschichte von Zähnen und Gebiss der Reptilien. *In* Edmund, 1960.

WOKITTEL, R.
1957 Bosquejo geográfico y geológico de la Sierra Nevada de Santa Marta y la Serranía de Perijá. Informe 1193, parte A, *Bol. Geol.,* **5** (3): 33-50, 2 figs. Bogotá.